UNIVERSITÉ
DE CAEN

FACULTÉ DES SCIENCES

N° D'ORDRE
89

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel SAUSSEY

1re THÈSE : Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète Lombricien).

2e THÈSE : Propositions données par la Faculté.

Soutenues devant la Commission d'examen le 29 Avril 1965

M. P. LUBET *Président.*

M. C. BOCQUET
M. M. DURCHON } *Examinateurs.*
Mlle N. DÉMEUSY

LONS - LE - SAUNIER
IMPRIMERIE MAURICE DECLUME

1966

UNIVERSITÉ
DE CAEN

FACULTÉ DES SCIENCES

N° D'ORDRE
89

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel SAUSSEY

1re THÈSE : Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète Lombricien).

2e THÈSE : Propositions données par la Faculté.

Soutenues devant la Commission d'examen le 29 Avril 1965

M. P. LUBET *Président.*

M. C. BOCQUET
M. M. DURCHON
Mlle N. DÉMEUSY
} *Examinateurs.*

LONS - LE - SAUNIER
IMPRIMERIE MAURICE DECLUME

1966

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547014_0013

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

Doyen : M. LOZAC'H

Assesseur : M. GIACOMO

Personnel enseignant :

PROFESSEURS

MM.	LOZAC'H	(Chimie)
	DANGEARD	(Géologie)
	SCHERER	(Physique Générale)
	APÉRY	(Mathématiques pures)
	JACQUET	(Microbiologie)
Mme	WALTER-LÉVY	(Chimie)
MM.	PITOT	(Botanique)
	CAMPBELL	(Mécanique rationnelle)
	VIALLE	(Chimie)
	COJAN	(Physique)
	PALLU DE LA BARRIÈRE	(Mathématiques)
	PHAM	(Mathématiques)
	GIACOMO	(Physique)
	MONIER	(Minéralogie)
	CONIA	(Chimie)
	PAREYN	(Géologie)
Mme	GAYRAL	(Botanique)
MM.	ROMANET	(Chimie Générale)
	BINET	(Botanique)
	THUREAU	(Physique)
	NATAF	(Mathématiques)
	PINAZZI	(Chimie)
	RYBAK	(Physiologie animale)
	LUBET	(Zoologie)

PROFESSEURS SANS CHAIRE

MM.	DOGUET	(Biologie végétale)
	MABBOUX-STROMBERG	(Physique)
	BERNARD	(Chimie)
	BARRAT	(Physique)
	LEGROS	(Physique)
	GAULT	(Chimie)

MAITRES DE CONFÉRENCES

Mlle	DÉMEUSY	(Biologie)
MM.	MOLLIER	(Chimie)
	KAUFFMANN	(Microbiologie)
	CACHON	(Zoologie)
Mme	BLANCHETON	(Mathématiques)
MM.	DESCHANVRES	(Chimie)
	THUILLIER	(Chimie)
	SIGNORET	(Zoologie)
	MERCOUROFF	(Physique)
	PONS	(Physique appliquée)
	FORTINI	(Electronique)
	HERVÉ	(Mécanique appliquée)
	LEHMANN	(Physique)
	BERNARD	(Mathématiques)
	BOULET	(Psychophysiologie)
	GHOUILA-HOURI	(Mathématiques M.P.C.)
Mme	GRANDET	(Mathématiques M.P.C.)

M. CAUCAL, Conseiller Administratif, Chef des Services Administratifs de la Faculté des Sciences.

SOMMAIRE.

Pages

INTRODUCTION 11

Première Partie

Révision anatomique d'*Allolobophora icterica* (Savigny).

CHAPITRE I. — Rappel des travaux antérieurs 14

CHAPITRE II. — Etude morphologique et anatomique d'*Allolobophora icterica* (Sav.) 18

A) Morphologie externe 18
1) Nombre de segments (p. 18).
2) Prostomium (p. 20),
3) Péristomium (p. 20).
4) Position du premier pore dorsal (p. 20).
5) Soies (p. 20).
6) Poids (p. 20).

B) Anatomie interne 20
1) Musculature pariétale (p. 20).
2) Dissépiments (p. 22).
3) Glandes de Morren (p. 22).
4) Tube digestif (p. 22).
5) Cœurs latéraux (p. 22).

CHAPITRE III — Le complexe génital d'*Allolobophora icterica* et sa variabilité 22

A) Caractères sexuels secondaires 22
1) Clitellum (p. 22).
2) Tubercules de la puberté (p. 23).
3) Lèvres glandulaires bordant les pores mâles (p. 24).
4) Soies génitales (p. 24).

B) Tractus génital 24
1) Testicules et spermiductes (p. 24).
2) Ovaires et oviductes (p. 24).
3) Vésicules séminales (p. 24).
4) Spermathèques (p. 25).
5) Anomalies rencontrées au niveau de l'appareil génital (p. 26).

C) Conclusion 26

CHAPITRE IV. — Discussion sur la position systématique de l'espèce *icterica* (Sav.) 27

Deuxième Partie

Etude écologique d'*Allolobophora icterica*.

CHAPITRE V. — Répartition d'*Allolobophora icterica* 31
A) Répartition européenne 31
B) Répartition dans le Cotentin 34
1) Influence du pH (p. 34).
2) Influence de la texture du sol (p. 40).
3) Influence des méthodes culturales (p. 42).
4) Cas des stations de Brix, Manche (p. 42).
CHAPITRE VI — Particularités du régime alimentaire d'*Allolobophora icterica* 45
CHAPITRE VII. — La teneur en eau d'*Allolobophora icterica* 48

Troisième Partie

La suspension de l'activité chez *Allolobophora icterica*.

CHAPITRE VIII. — Historique 51
A) Cas des Oligochètes limicoles 51
B) Cas des Oligochètes terricoles 52
1) Partisans d'une régulation interne (p. 52).
2) Partisans de l'action du milieu (p. 53).
3) Partisans de causes externes et internes provoquant la diapause (p. 54).
C) Définition des états d'immobilité chez les *Lumbricidae* ... 54
1) La diapause (p. 55).
2) La quiescence (p. 55).
CHAPITRE IX. — La para-diapause d'*Allolobophora icterica* 57
A) Observations dans les conditions naturelles 59
B) Observations dans des conditions naturelles contrôlées ... 63
C) Etude expérimentale de la para-diapause 64
D) Conclusion 64
CHAPITRE X. — La pseudo-diapause d'*Allolobophora icterica* 67
A) Matériel et techniques 67
1) Anesthésie (p. 67).
2) Opérations (p. 67).
3) Suture des plaies (p. 68).
4) Convalescence des opérés (p. 68).
5) Mise en élevage (p. 68).
B) Effets de l'ablation du cerveau seul 68
C) Effets de l'ablation de l'ensemble des centres nerveux antérieurs 69
D) Conclusion 69

Quatrième Partie

Diapause et régénération caudale chez *Allolobophora icterica*.

CHAPITRE XI. — Modalités de la régénération caudale 71

A) Historique relatif à la régénération caudale chez les *Lumbricidae* 71

B) Régénération caudale chez *Allolobophora icterica* 73

1) Observations dans les conditions naturelles (p. 73).

2) Observations dans des conditions naturelles contrôlées (p. 75). — a) En hiver (p. 75). — b) En été (p. 75).

3) Travail expérimental réalisé au laboratoire (p. 77).

a) Techniques (p. 77). — b) Influence des conditions du milieu sur la régénération caudale (p. 78). — c) Importance du niveau d'amputation (p. 85).

C) Conclusion 86

CHAPITRE XII. — Etude expérimentale de l'influence des centres nerveux sur la régénération caudale 88

A) Historique 88

B) Influence des centres nerveux sur la régénération caudale d'*Allolobophora icterica* 90

1) Elevage en milieu humide (p. 90). — a) Résultats de la 1re série expérimentale (p. 91). — b) Résultats de la 2e série expérimentale (p. 93). — c) Résultats de la 3e série expérimentale (p. 94). — d) Résultats de la 4e série expérimentale (p. 94). — e) Résultats de la 5e série expérimentale (p. 94).

2) Elevage en milieu très fortement humidifié (p. 96).

— a) Résultats de la 1re série expérimentale (p. 98).

— b) Résultats de la 2e série expérimentale (p. 100).

C) Influence des centres nerveux sur la régénération caudale d'*Eisenia foetida* 107

a) Résultats de la 1re série expérimentale (p. 107).

b) Résultats de la 2e série expérimentale (p. 108).

CHAPITRE XIII. — Facteurs déterminant la diapause des *Allolobophora icterica* amputés 109

A) Rôle des facteurs exogènes 109

B) Rôle des facteurs endogènes 110

CHAPITRE XIV. — Evolution de la spermatogenèse en fonction de la décérébration et de l'amputation caudale... 113

A) Influence de l'ablation des centres nerveux antérieurs sur la spermatogenèse 114

B) Influence d'une simple amputation pratiquée dans la région caudale 114

Cinquième Partie

La neurosécrétion chez *Allolobophora icterica*.

CHAPITRE XV. — Historique relatif à la neurosécrétion chez les *Lumbricidae* 117

A) Les éléments neurosécréteurs..... 117
B) Rôle des substances émises par les cellules neurosécrétrices. 120
1) Effets sur la pigmentation (p. 121).
2) Effets sur la sexualité (p. 121).
3) Effets sur la régénération (p. 122).
Chapitre XVI. — Description des cellules neurosécrétrices d'*Allolobophora icterica*..... 123
A) « Cerveau d'hiver »..... 123
1) Cellules *a* (p. 124).
2) Cellules *b* (p. 125).
3) Les gros neurones (p. 125).
B) « Cerveau d'été »..... 126
Chapitre XVII. — Evolution de la neurosécrétion cérébrale..... 128
A) Neurosécrétion et para-diapause..... 128
1) Cas des *Allolobophora icterica* entiers en para-diapause (p. 128).
2) Cas des *Allolobophora icterica* entiers « réveillés » par réhydratation du milieu d'élevage (p. 130).
B) Influence du jeûne sur la neurosécrétion des *Allolobophora icterica* entiers et actifs..... 132
C) Neurosécrétion et amputation caudale..... 134
1) En milieu humide (p. 134).
2) En milieu soumis à une dessiccation lente et ménagée (p. 135).
D) La neurosécrétion au début de la diapause spontanée s'accompagnant de régénération..... 136
E) Conclusion..... 137
Conclusion..... 139
Résumé..... 145
Summary..... 149
Index bibliographique..... 151

AVANT-PROPOS.

Avant de commencer cet exposé, je suis heureux d'adresser à Monsieur le Professeur Bocquet mes remerciements les plus vifs pour l'extrême bienveillance qu'il m'a toujours témoignée. Assistant puis Chef de Travaux dans son Laboratoire, j'ai pu, sous sa direction, entreprendre des recherches biologiques dont il a suivi toutes les étapes. Ses nombreuses et fructueuses suggestions, ses encouragements constants ont grandement facilité l'orientation de mon travail et en ont permis la réalisation. Pour tout cela, je le prie d'accepter ma profonde et respectueuse gratitude.

Je tiens à exprimer à Monsieur le Professeur Durchon toute ma reconnaissance pour la bienveillance avec laquelle il a guidé mes recherches expérimentales. J'ai pu acquérir dans son Laboratoire de précieuses techniques. Son autorité en matière d'Endocrinologie des Invertébrés, les conseils judicieux qu'il a bien voulu me donner ont été pour moi un appui efficace.

Madame Bocquet, Chargée de Recherches au C.N.R.S., a eu l'amabilité de m'initier aux techniques histologiques. Je la prie de croire à ma respectueuse gratitude.

Que Monsieur le Professeur Wolff, Membre de l'Institut, veuille bien trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance pour l'intérêt qu'il m'a témoigné en acceptant la charge de présenter mes notes préliminaires à l'Académie des Sciences.

Je tiens également à remercier Monsieur le Professeur Lubet et Mademoiselle Démeusy, Maître de Conférences, qui ont bien voulu accepter de faire partie de mon jury de thèse.

J'adresse mes vifs remerciements à Monsieur le Professeur Condé (France) et à Monsieur le Dr. Jefferson (Grande Bretagne) pour leurs envois répétés de matériel.

Madame Jeanson-Luusinang, Attachée de Recherches à l'I.N.R.A. (Versailles) et Monsieur Thomas, Entomologiste de la Station Agronomique de Trinity (Jersey) m'ont réservé un excellent accueil dont je leur suis très reconnaissant.

Il m'est également agréable de remercier la Société Linnéenne de Normandie qui a bien voulu accueillir dans ses Mémoires la publication de ce travail.

Enfin, je ne saurais oublier mes amis du Laboratoire de Zoologie, F. Bénard, R. Lejuez, A. Lemercier pour l'aide amicale qu'ils m'ont fournie à de multiples reprises.

INTRODUCTION.

Parmi les représentants de la faune du sol, les Lombriciens constituent un des groupes les plus anciennement connus. L'attention que les zoologistes et les pédologues leur ont portée tient à des causes diverses :

La taille de ces Oligochètes, les plaçant parmi les plus grands animaux de la faune hypogée, permet de les repérer facilement alors que des organismes beaucoup plus répandus, mais de dimensions souvent modestes (Nématodes, par exemple), passent aisément inaperçus.

La densité des Lombriciens est très forte dans certains types de sols. « Dans les terres cultivées, le nombre de Vers de terre, toujours élevé, varie par hectare de 360.000 dans un chaume à 3 millions dans des prairies et 4 millions dans des jardins. Le poids total de Lombrics mesuré par hectare est de 130 kg dans le premier cas à près d'une tonne dans des prairies riches, et peut même atteindre 2 tonnes... Une prairie favorable produit ainsi un poids plus élevé de Vers de terre que de gros bétail ! » (Avel, 1959).

L'activité des Lombriciens joue un rôle important dans la pédogenèse comme Darwin l'a souligné dès 1881 ; leur intervention modifie, de façon favorable, les caractères physico-chimiques des sols.

Cependant, en dépit du nombre relativement restreint des espèces qu'elle comporte dans les sols des régions tempérées, la famille des *Lumbricidae* pose encore aux chercheurs une multitude de problèmes d'ordre systématique, écologique et biologique. La découverte en Basse-Normandie d'un Lombricien peu connu, *Allolobophora icterica* (Savigny), m'a permis d'aborder ces divers problèmes qui seront exposés dans l'ordre suivant :

Première partie : Systématique. — La Systématique des *Lumbricidae* demeure ardue ; elle a été fondée par Savigny (dont les recherches ont été résumées par Cuvier en 1826). Savigny a distingué à Versailles vingt espèces d'un genre unique, le genre *Enterion*. Reposant essentiellement sur des détails de l'organisation génitale, la classification établie par Savigny a servi de base à la Systématique des Lombriciens pendant plus d'un siècle. Des travaux récents ont cependant démontré qu'il existe une grande variabilité des structures génitales et il est apparu de plus en plus nécessaire de faire appel, en plus des critères habituels, à des caractères génériques ou spécifiques d'un autre ordre. C'est dans cet esprit que Pop (1941) et Omodeo (1956) ont proposé de nouveaux essais de classification.

La position systématique d'*A. icterica* a fait l'objet de nombreuses discussions et, à l'heure actuelle, elle reste encore incertaine. Après avoir rappelé les connaissances acquises à ce sujet depuis les travaux de Savigny, je décrirai la morphologie des *A. icterica* bas-normands et je comparerai leur organisation à celle d'individus de provenances diverses : métropolitaines et étrangères.

Deuxième partie : Ecologie. — *A. icterica,* espèce limitée à l'Europe Occidentale, se singularise non seulement par sa curieuse distribution géographique mais encore par sa répartition inégale dans les différents types de sols du Cotentin.

Les préférences du Lombricien pour certains milieux déterminés m'ont amené à rechercher dans quelle mesure des facteurs tels que le pH et la texture des sols, les méthodes culturales, le régime alimentaire peuvent expliquer cette répartition bien particulière.

Les trois dernières parties seront consacrées aux problèmes biologiques que posent la suspension de l'activité et la régénération caudale ; pour les résoudre, je me suis efforcé de multiplier les observations dans le milieu naturel. Les conditions d'élevage au Laboratoire, si parfaites soient-elles, ne recréent en effet qu'imparfaitement le milieu spécial et très complexe où vivent les Lombriciens. L'observation de leur comportement, à la fois dans les conditions naturelles et expérimentales, m'a permis, dans bien des cas, de préciser avec une plus grande certitude des faits biologiques importants.

1° Après avoir redéfini, de façon précise, les états d'immobilité propres aux Oligochètes, je décrirai ceux que j'ai observés ou provoqués chez *A. icterica* et je tenterai d'en préciser le déterminisme. La suspension de l'activité qui se traduit par l'enroulement des animaux à l'intérieur d'une petite cavité creusée dans le sol, relève de facteurs externes et internes, l'enroulement évoluant différemment suivant que les Vers sont entiers ou amputés de segments postérieurs.

2° Comme Abeloos et Avel l'ont signalé dès 1928, la régénération caudale de certaines espèces, désignées récemment par Michon (1954) sous le terme d'*amphodynames,* est généralement limitée aux périodes de diapause. J'essaierai de savoir si, chez *A. icterica,* il existe, ou non, une corrélation entre les deux processus et je m'attacherai à élucider, par expérimentation, le rôle que peut y jouer le système nerveux.

3° Les résultats obtenus me conduiront finalement à envisager l'influence possible de la neurosécrétion cérébrale sur la régénération caudale. La cinquième partie de ce mémoire sera donc essentiellement histologique et consacrée à la description et à l'évolution des éléments neurosécréteurs.

Je dégagerai enfin dans la conclusion les notions importantes et nouvelles précisées par mon travail au sujet des phases d'immobilité observées chez *A. icterica,* ce qui me conduira à souligner le rôle primordial du système nerveux dans le déterminisme de la diapause et de la régénération caudale.

PREMIÈRE PARTIE.

RÉVISION ANATOMIQUE D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA* (SAVIGNY).

La position et la structure des caractères sexuels externes (clitellum, tubercules de puberté, soies génitales) et des organes génitaux internes (vésicules séminales, spermathèques) ont toujours constitué une base essentielle de la Systématique des Lombriciens. Cependant, comme l'a écrit Gates (1957) : « External characteristics and the internal anatomy of many earthworm species are known only from the original descriptions, all too often based on a single specimen ». D'autre part, la valeur taxonomique qu'on attache classiquement à la structure de l'appareil génital a été récemment discutée par Omodeo (1956) ; dans sa « Contributo alla revisione dei Lumbricidae », il souligne que, pour de nombreuses espèces, il existe une variabilité du nombre ou de la disposition des vésicules séminales et des spermathèques.

Pour pallier à ces deux points faibles de la Systématique des Lombriciens : descriptions établies à partir d'un seul individu ou d'un très petit nombre d'individus et doutes sur la valeur discriminante des structures génitales, Gates (1957) a entrepris une révision de la famille des *Lumbricidae* et déjà réalisé, pour *Allolobophora limicola* Mich., une étude portant sur 270 individus provenant de plusieurs populations. Cuénot (1936) ayant déjà insisté sur les difficultés que peuvent entraîner des déterminations inexactes, il m'est apparu nécessaire de préciser avec le maximum de soin à la détermination de l'espèce d'Oligochète sur laquelle a porté la plupart de mes observations et de mes essais expérimentaux. C'est pourquoi, je donnerai dans cette première partie les résultats de mes recherches sur la morphologie externe et l'anatomie interne d'un Lombricien fréquent dans les régions que j'ai pu prospecter et que je nommerai, en conclusion de la discussion systématique qui clôturera le présent exposé, *Allolobophora icterica* (Savigny). Avant d'aborder le résultat de mes observations personnelles, il me semble nécessaire de rappeler les faits déjà établis par les travaux antérieurs (1).

(1) Pour la clarté de l'exposé, j'ai négligé les notes qui portaient sur l'étude de la seule morphologie externe ou qui étaient seulement une répétition de publications antérieures : Fitzinger (1833), Dugès (1837), Vaillant (1889), Cognetti de Martiis (1905, 1931), Piguet et Bretscher (1913), Friend (1923), Michaelsen (1931), Graff (1953). Ces notes seront néanmoins mentionnées dans l'index bibliographique qui accompagne ce travail.

CHAPITRE PREMIER.

RAPPEL DES TRAVAUX ANTÉRIEURS.

CUVIER (1826), résumant les recherches de SAVIGNY sur les Oligochètes, publie la première description d'*Enterion ictericum* : « La ceinture a, de chaque côté, quatre pores (1) qui correspondent chacun à deux segments et occupent les huit intermédiaires. Les glandes séminales (2), rapprochées du ventre, sont au nombre de quatre paires. Il y a quatre paires d'ovaires (3). Les pores du dos répandent une liqueur d'un jaune clair, dont le réservoir antérieur forme un demi-collier au quatorzième segment... La ceinture, de dix segments, finit avec le quarante quatrième du corps ».

ROSA, dans deux articles consacrés à l'étude des Lombriciens d'Italie, parus en 1886 et 1893, fournit d'intéressantes précisions touchant l'anatomie interne : l'Oligochète possède quatre paires de vésicules séminales, ce caractère permettant de le placer dans le genre *Allolobophora* EISEN. ROSA signale une différence importante entre les échantillons qu'il avait étudiés et ceux décrits par SAVIGNY : les Lombriciens d'Italie du Nord ont deux paires de spermathèques débouchant dans les intersegments 9/10 et 10/11, ceux des environs de Paris en ont quatre paires. ROSA conclut : « E leggermente dubbia l'identita di questa specie con quella di SAVIGNY pel diverso numero di spermateche, pero tutti gli altri caratteri concordano molto bene » (4).

En 1896, de RIBAUCOURT mentionne l'existence d'*A. icterica* en Suisse ; la description qu'il en donne diffère peu de celle de ROSA. Le même auteur publie en 1901 une « Etude sur l'Anatomie Comparée des Lombricides » ; à propos d'*A. icterica* récoltés près de Paris, à Gennevilliers, il constate, comme ROSA l'avait fait avant lui : « Cette espèce a ceci de particulièrement curieux : c'est que la plupart des types récoltés en Suisse et en Italie n'ont que deux paires de spermathèques. J'ai constaté moi-même que SAVIGNY avait bien vu quand il décrivait quatre paires de spermathèques au lieu de deux, la plupart des exemplaires récoltés à Gennevilliers possédant quatre paires de spermathèques ».

MICHAELSEN (1900) écrit à propos d'un échantillon provenant de la Vallée du Lanzo dans le Piémont : « Die Untersuchung der inneren Organisation eines von ROSA bestimmten und mir von ROSA freundlichst überlassenen Exemplares von *Allolobophora icterica* (SAVIGNY),

(1) Ce sont les tubercules de puberté.
(2) Les glandes séminales correspondent aux spermathèques.
(3) Il s'agit des vésicules séminales.
(4) Il subsiste un léger doute sur l'identité de cette espèce avec celle de SAVIGNY par suite du nombre différent de spermathèques, cependant tous les autres caractères concordent très bien.

in Valle di Lanzo, Piemont, gesammelt, ergab, dass bei dieser Form zwei Paar Samensäcke von Dissepiment 10/11 und 11/12 in Segment 11 und 12 hineinragen, während die Segmente 9 und 10 jeglicher Samensäcke entbehren » (1).

En raison de cette observation, MICHAELSEN substitue à l'appellation d'*Allolobophora icterica* celle d'*Eophila icterica*, le genre *Eophila* ROSA groupant les espèces qui possèdent seulement deux paires de vésicules séminales.

En 1938, *a*, TÉTRY publie une deuxième note sur la Révision de la Collection de SAVIGNY ; au sujet d'*Eophila icterica*, elle précise : « Les observations de SAVIGNY relatives à l'anatomie interne sont erronées ; cette espèce ne possède que deux paires de vésicules séminales fixées aux cloisons 10-11, 11-12, et faisant saillie dans les anneaux 11, 12. Quant aux spermathèques, SAVIGNY en signale quatre paires ; en réalité, il y a le plus souvent deux paires de spermathèques situées dans les anneaux 9, 10 (ou 10, 11) et s'ouvrant à l'extérieur par des pores logés dans les intersegments 9-10, 10-11 au niveau de la ligne des soies *cd* ; parfois, toutes les spermathèques ou seulement quelques-unes sont divisées par un sillon assez profond en deux parties : cette forme bilobée a été désignée par MICHAELSEN sous le terme de doubles paires ; si les quatre ampoules sont bilobées, on peut avoir l'illusion de la présence de quatre paires, mais il n'y en a réellement que deux ».

La même année (1938, *b*) TÉTRY signale *Eophila icterica* en Lorraine (neuf individus récoltés à Nancy).

CERNOSVITOV (1942) écrit à propos de deux exemplaires adultes de la Collection FRIEND, provenant, l'un de Chelsea, l'autre de Cambridge : « Four pairs of large seminal vesicles in segments 9-12, the two anterior pairs only a little smaller than the posterior. Three pairs of spermathecae with short ducts and small round ampullae increasing in diameter from the first pair to the third. They open in the intersegmental grooves 8/9, 9/10, and 10/11 on the level of the setae *cd* ». CERNOSVITOV attribue, avec raison, ces échantillons à l'*Allolobophora icterica* (SAV.), appellation tombée en désuétude depuis les publications de ROSA et de E. de RIBAUCOURT ; il en fait même l'*Allolobophora icterica* (SAV.) forme *typica* (ayant quatre paires de vésicules séminales) qui s'oppose à l'*Eophila icterica* décrit par MICHAELSEN (ayant deux paires de vésicules séminales) ; CERNOSVITOV propose d'appeler ce dernier *Allolobophora icterica* (SAV.) variété *dicystis*, car l'existence de variétés avec seulement deux paires de vésicules séminales, alors que la forme typique en a quatre, est connue chez

(1) Les recherches relatives à l'organisation interne d'un exemplaire d'*Allolobophora icterica* (SAVIGNY) récolté dans la Vallée du Lanzo, Piémont, et déterminé par ROSA qui me l'a très aimablement remis, montrent que, chez cette espèce, deux paires de vésicules séminales, issues des dissépiments 10/11 et 11/12, font saillie dans les segments 11 et 12, tandis que les segments 9 et 10 sont dépourvus de vésicules séminales.

d'autres Oligochètes : « *Eisenia veneta* (Rosa) (*E. veneta* var. *ebneri* Mich., var. *grandis* Mich., var. *succincta* Rosa, var. *hibernica* Friend) » et « *Eisenia rosea* (Sav.) (*E. rosea* var. *bimastoides* Cogn.) ».

En 1947, Evans et Guild signalent la découverte d'*A. icterica* f. *typica* à Harpenden dans le Comté d'Hertford et à Stirling en Ecosse.

Baltzer (1956), après examen d'exemplaires provenant du Jardin Botanique de Munster et d'un jardin de Bielefeld indique que le clitellum, de teinte orange, se trouve constamment du 34e au 43e segment, les crêtes de puberté du 35e au 42e segment. Au sujet de l'anatomie interne, il note la position des vésicules séminales dans les segments 9, 11 et 12 et la présence de trois paires de spermathèques occupant les segments 9, 10 et 11.

Omodeo (1956) propose une révision de la Systématique des Lombriciens ; comme l'avaient fait avant lui Michaelsen et Tétry, Omodeo place *A. icterica* dans le genre *Eophila* qui correspond à l'ancien genre *Eophila* Rosa revu et corrigé et dont les principales caractéristiques sont les suivantes : « ... Ghiandole di Morren fornite di diverticoli nel 10e segmento... Numero di segmenti sempre superiore a 180, usualmente superiore a 250... Peristomio con solchi longitudinali... Vescicole seminali 2 paia o, meno spesso, 4 paia. Spermateche usualmente multiple in ciascum somite e di grandezza crescente o, decrescente dall' avanti all' indietro... Muscolatura fascicolata... Dissepimenti anteriori imbutiformi, molto robusti » (1).

Omodeo place *A. icterica* dans le groupe d'espèce *targionii* que caractérise la présence de spermathèques au nombre de deux à cinq paires ou groupes de paires, de grandeur décroissante de l'arrière vers l'avant. Se basant sur les observations antérieures, il distingue l'*Eophila icterica* (4 paires de vésicules séminales, pores des spermathèques dans les intersegments (7/8, 8/9) 9/10, 10/11) et l'*Eophila icterica* f. *dicystis* (2 paires de vésicules séminales, pores des spermathèques dans les intersegments 9/10, 10/11). Omodeo conclut : « Ho qualche dubbio sull' esattezza della attribuzione al gen. *Eophila* della specie *icterica* (*Allolobophora* del gruppo *chlorotica* ?) (2).

Graff (1957) détermine des Lombriciens du Portugal et crée d'après l'étude de deux individus adultes une nouvelle sous-espèce : *A. icterica* (Sav.) *occidentalis* qui se distinguerait de l'espèce type par le nombre des vésicules séminales et par un nombre de segments plus élevé.

---

(1) ...Glandes de Morren pourvues de diverticules dans le 10e segment... Nombre de segments toujours supérieur à 180, habituellement supérieur à 250... Péristomium avec sillons longitudinaux... Deux paires de vésicules séminales ou moins souvent quatre paires. Spermathèques habituellement multiples dans chaque somite et de grandeur croissante ou décroissante de l'avant à l'arrière... Musculature fasciculée... Dissépiments antérieurs en forme d'entonnoir, très robustes.

(2) J'ai quelque doute sur l'exactitude de l'attribution au genre *Eophila* de l'espèce *icterica* (*Allolobophora* du groupe *chlorotica* ?).

Enfin Omodeo (1961) décrit deux Vers du Midi de la France et n'hésite plus à les attribuer au genre *Eophila* (Omodeo em.).

Les données relatives à la structure de l'appareil génital différaient donc sensiblement suivant les auteurs (tableau 1).

TABLEAU 1.

Auteurs	Lieu de provenance du matériel	Nombre d'individus examinés	Nombre de vésicules séminales	Nombre de spermathèques
Savigny	Versailles	?	4 paires	4 paires
Rosa	Alpes italiennes	3	4 paires	2 paires
De Ribaucourt	Alpes suisses	?	4 paires	2 paires
	Gennevilliers	?	4 paires	4 paires
Michaelsen	Piémont	1	2 paires	2 paires
Tétry	Collection de Savigny	5	2 paires	2 paires
	Nancy	9	2 paires	2 paires
Cernosvitov	Collection Friend	2	4 paires	3 paires
Cernosvitov et Evans	Ecosse	?	4 paires	3 paires
Baltzer	Westphalie	15	3 paires?	3 paires

Tout récemment, Bartoli (1963) signale et décrit dans la région marseillaise une douzaine d'individus à maturité sexuelle qu'il attribue à la ssp. *dicystis* d'*Eophila icterica*. Cette découverte est d'un très grand intérêt, car elle confirme la description trop succincte donnée par Michaelsen en 1900 à partir d'un unique spécimen récolté dans la Vallée du Lanzo, Piémont. Les Lombriciens étudiés par Bartoli sont des Vers de grande taille possédant un nombre de segments élevé, compris entre 225 et 385.

Le péristomium est sillonné longitudinalement et le premier pore dorsal occupe l'intersegment 6/7. Le clitellum est généralement situé du segment 33 au segment 44, les tubercules de puberté occupant le plus souvent les segments 36-37 à 41. Les soies *ab* des segments 10, 11 et de la face ventrale du clitellum sont transformées en soies génitales.

Bartoli, comparant les Vers récoltés en Provence à ceux que Tétry a étudiés à Nancy, conclut : « Je pense que les raisons expliquant les différences entre les échantillons lorrains et marseillais doivent être recherchées dans l'isolement géographique et dans le biotope particulier qu'ils fréquentent ».

Ayant eu l'occasion de collecter des individus d'*A. icterica* en plusieurs régions d'Europe Occidentale, j'ai pensé qu'il serait intéressant de les comparer et j'ai voulu :

1° Reprendre les observations de Savigny (réfutées par Tétry) et de E. de Ribaucourt sur les Vers des environs de Paris.

2° Préciser l'anatomie interne des Lombriciens venant d'autres régions françaises : Normandie, Lorraine, Haute-Savoie.

3° Etudier des exemplaires provenant des Alpes suisses puisque Cernosvitov et Evans (1947) avaient écrit au sujet d'*A. icterica* : « Distribution : France, ? Belgium, ? Switzerland and ? Italy (internal anatomy of specimens from last three countries in unknown and they may belong to the variety *dicystis*) » .

4° Comparer les Vers du Continent et ceux des Iles Britanniques et Anglo-Normandes.

Chapitre II.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA* (SAV.).

Pour réaliser cette révision, une méthode rigoureuse s'imposait, un simple examen par dissection me paraissant insuffisant pour vérifier le nombre et la position des spermathèques ; aussi ai-je eu recours à l'histologie qui, seule, pouvait donner pleine satisfaction. J'ai, jusqu'à présent, étudié sur coupes l'anatomie interne de 273 *A. icterica.*

Avant d'aborder les résultats de cette enquête sur la variabilité du complexe génital d'*A. icterica*, je résumerai les caractéristiques de la morphologie externe et de l'anatomie interne de ce Lombricien.

A. — Morphologie externe.

La forme du corps est cylindrique. *A. icterica* est dépourvu de pigment ; la région antérieure jusqu'au 13e segment compris est rose pâle, le reste du corps est grisâtre, taché irrégulièrement de jaune (nombreux cœlomocytes vus par transparence) et de bleu violet (appareil circulatoire). Une condensation des cœlomocytes forme toujours un anneau caractéristique au niveau du 14e segment. Les cœlomocytes sont souvent abondants dans les derniers métamères de la région caudale. La teinte du clitellum varie du jaune pâle au jaune orangé. *A. icterica* a une coloration très voisine de celle d'*A. chlorotica* (Sav.) (forme non pigmentée).

1. — Nombre de segments.

Le nombre de segments a été déterminé pour 200 exemplaires, tous parvenus à maturité sexuelle et récoltés à Tollevast, Manche, France. Les résultats de ce décompte segmentaire sont résumés dans

le tableau 2 ; leur traduction graphique, représentée sous forme d'histogramme sur la figure 1, montre que la distribution est unimodale, le nombre de segments étant compris entre 140 et 198. Les métamères ont également été dénombrés sur 287 individus adultes provenant de plusieurs localités françaises (Versailles, Brix, Flamanville, Le Rozel, Ruffosses, Luc-sur-mer, Nancy, Combloux), de Suisse (Val d'Hérens, Val d'Anniviers), d'Angleterre (Nottingham) et des Iles Anglo-Normandes (Jersey et Guernsey) ; les résultats sont tout à fait comparables à ceux du dénombrement effectué sur la population de Tollevast.

TABLEAU 2.

Décompte segmentaire effectué sur la population de Tollevast.

Nombre de segments	Nombre d'individus
140-141	1
142-143	0
144-145	1
146-147	4
148-149	2
150-151	4
152-153	6
154-155	5
156-157	6
158-159	14
160-161	15
162-163	11
164-165	23
166-167	22
168-169	25
170-171	21
172-173	9
174-175	12
176-177	11
178-179	4
180-181	1
182-183	0
184-185	0
186-187	0
188-189	2
190-191	0
192-193	0
194-195	0
196-197	0
198-199	1

Ce décompte segmentaire, dont on verra l'importance ci-dessous, avait déjà été préconisé par Evans (1946) pour la détermination des Vers immatures ; il permet notamment d'éviter une confusion entre les jeunes *A. icterica* et *A. chlorotica* (forme non pigmentée) qui, ayant un aspect presque identique, se différencient seulement par le nombre des métamères plus élevé chez *A. icterica* que chez *A. chlorotica*. Ce caractère a été très largement utilisé par Omodeo qui lui

attribue une importance toute particulière dans ses diagnoses génériques de *Lumbricidae*. Nous retiendrons, en tout cas, que, chez *A. icterica*, le nombre de segments n'est qu'exceptionnellement supérieur à 180 (3 cas sur 200 dans le dénombrement effectué à Tollevast) et reviendrons ultérieurement sur l'importance de cette constatation pour l'attribution de l'espèce *icterica* au genre *Allolobophora*.

2. — **Prostomium.**

Le prostomium est toujours épilobe et entame environ la moitié du premier segment. Le plus souvent épilobe ouvert, il est parfois épilobe fermé.

3. — **Péristomium.**

Le péristomium est crevassé et fissuré irrégulièrement au voisinage immédiat de la bouche ; il n'est jamais sillonné longitudinalement sur toute son étendue ; son aspect rappelle celui du péristomium d'*Octolasium cyaneum* (Sav.) et d'*Octolasium lacteum* (Oerley).

4. — **Position du premier pore dorsal.**

La localisation du premier pore dorsal varie selon les diagnoses des différents auteurs. En réalité, le premier pore dorsal est presque toujours situé dans l'intersegment 4/5. Il est d'ailleurs difficile à mettre en évidence et c'est seulement sur coupes que sa position peut être établie avec certitude.

5. — **Soies.**

Les premières soies sont portées par le segment 2. Les soies sont étroitement géminées. Dans la région antérieure, la disposition des soies peut s'exprimer ainsi : $aa = bc$, $dd = 2aa = 1/2u$. En arrière du clitellum, les distances entre les soies permettent d'établir le rapport suivant, $aa : ab : bc : cd = 45 : 5 : 25 : 4$.

6. — **Poids.**

Le poids moyen d'un individu à maturité sexuelle avec le tube digestif plein de terre a été évalué à partir de 120 Vers récoltés à Tollevast, Manche ; il s'élève à 1,00 g.

B. — Anatomie interne.

Etant donné son importance dans la détermination des Oligochètes, le complexe génital d'*A. icterica* et sa variabilité feront l'objet du chapitre suivant ; il ne sera donc question ici que des autres caractères internes qui offrent une valeur systématique : musculature, dissépiments, glandes de Morren, tube digestif, cœurs latéraux.

1. — **Musculature pariétale.**

L'épaisseur des deux plans musculaires : plan externe circulaire, plan profond longitudinal, est forte dans la région antérieure. La structure de la musculature longitudinale des Oligochètes présente

un grand intérêt systématique. Pop (1941), dans une étude portant sur de nombreuses espèces, a établi l'existence de deux types principaux : le type penné dans lequel les myofibrilles sont disposées régulièrement, comme les barbes d'une plume, de part et d'autre d'un axe collagène et le type fasciculé où les myofibrilles sont réparties sans ordre dans des compartiments plus ou moins importants. Pop a aussi établi une série d'intermédiaires entre ces deux types principaux et affirmé leur valeur taxonomique.

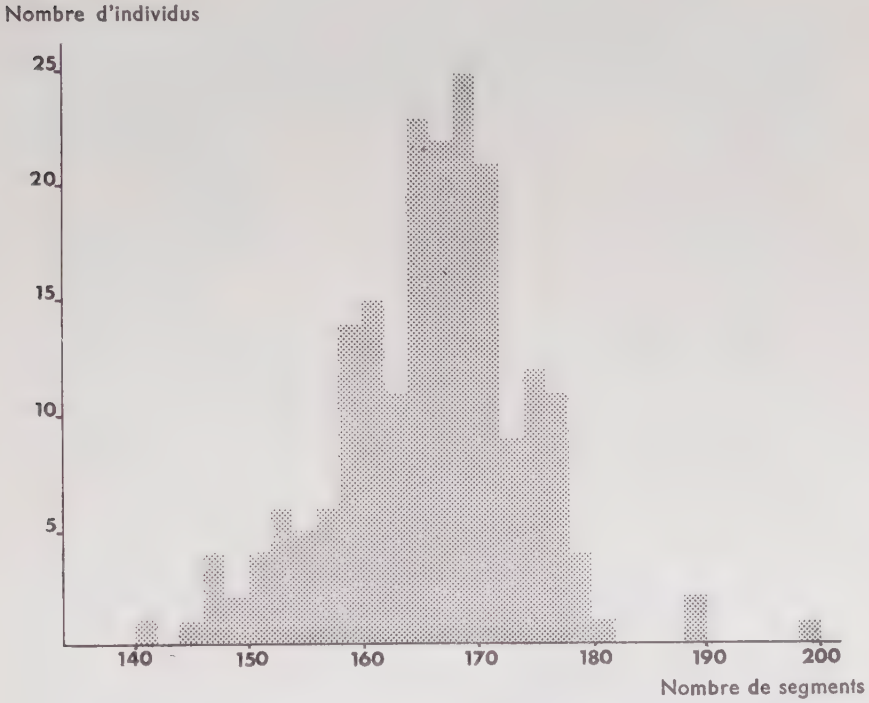


Fig. 1. — Histogramme exprimant la variation du nombre de segments dans la population de Tollevast.

Omodeo (1956) a également utilisé ce caractère dans sa classification. Cependant, comme le souligne Avel (1959), il est indispensable de préciser à quel niveau du corps les observations ont été faites. Cette réserve explique les divergences entre les observations de Pop et d'Omodeo : chez *Allolobophora jassyensis* Mich., Pop trouve une musculature de type penné en arrière du clitellum tandis qu'Omodeo indique une disposition fasciculée dans la région préclitellienne. Chez *A. icterica*, j'ai relevé une musculature de type fasciculé dans les premiers segments (Pl. I, 1) ; la musculature se rattache au type penné dans la région qui précède immédiatement le clitellum et dans la partie moyenne du corps (Pl. I, 3) où il existe une certaine

analogie avec la disposition observée chez *A. chlorotica* (forme non pigmentée) (Pl. I, 5) ; elle devient enfin régulièrement fasciculée au voisinage du pygidium (Pl. I, 4).

2. — **Dissépiments.**

Le premier dissépiment 5/6 est mince. Les suivants (6/7 à 9/10) sont, au contraire, très robustes et fortement épaissis.

3. — **Glandes de Morren.**

Les glandes de Morren occupent les segments 10 à 14 ; leurs volumineux diverticules latéraux (Pl. II) sont logés dans les parties moyenne et postérieure du segment 10. La structure lamellaire est reconnaissable dans les segments 10 à 14. Sur coupes transversales au niveau du segment 11, le nombre de lamelles glandulaires varie entre 50 et 60.

4. — **Tube digestif.**

Le jabot occupe les segments 15 et 16, le gésier les segments 17 à 19.

5. — **Cœurs latéraux.**

Les six paires de cœurs latéraux sont placées dans les segments 6 à 11. Leur taille croît régulièrement dans le sens antéro-postérieur, exception faite pour la cinquième paire (occupant le segment 10) qui est très réduite.

Chapitre III.

LE COMPLEXE GÉNITAL D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA* ET SA VARIABILITÉ.

Le complexe génital d'*A. icterica* a été étudié sur un total de 273 individus provenant de diverses régions françaises, de Suisse, d'Angleterre et des Iles Anglo-Normandes. 239 Lombriciens étaient à maturité sexuelle, les 34 autres étant dépourvus de caractères sexuels somatiques. Les nombres respectifs, par station, de Lombriciens à maturité sexuelle ou immatures sont indiqués dans le tableau 3. La variabilité du complexe génital des Vers sexuellement mûrs sera exposée *en détail* dans un autre mémoire. Je me bornerai ici à en résumer l'essentiel.

A. — Caractères sexuels secondaires.

1. — **Clitellum.**

Le clitellum, très proéminent, est en forme de selle et occupe dans presque tous les cas les segments 34 à 43 (= 10). Les limites extrêmes observées sont 33-44 (= 12) et 34-45 (= 12). De Ribaucourt

(1896) rapporte que sur les échantillons suisses : « Les anneaux du clitellum ne sont pas dorsalement marqués... ». Tétry (1938, *b*) donne une indication opposée pour les Vers lorrains : « l'annélation est marquée sur tous les segments... ». Après examen de nombreux individus, j'ai pu m'assurer que ces différents aspects du clitellum correspondaient à des étapes successives de son évolution.

TABLEAU 3.

Etat des A. icterica *examinés.*

Provenance	Vers à maturité sexuelle	Vers immatures	Total
France :			
Versailles			
Etoile de Choisy.....	8	17	25
Dépt. Manche			
Brix	65		65
Flamanville.....	50		50
Le Rozel.....	10		10
Ruffosses	15		15
Tollevast.....	10		10
Dépt. Calvados			
Luc-sur-mer	10		10
Dépt. Meurthe-et-Moselle			
Nancy.....	15	5	20
Dépt. Haute-Savoie			
Combloux.....	5		5
Iles anglo-normandes :			
Jersey			
Trinity.....	39		39
Guernsey.....	1		1
Iles britanniques :			
Nottingham	10	2	12
Suisse :			
Valais			
Vex et Vissoie	1	10	11

2. — **Tubercules de la puberté.**

Les tubercules de la puberté sont linéaires et forment une bande peu saillante de chaque côté de la région clitellienne entre le bord du clitellum et la rangée des soies *ab*. Après fixation au Bouin-Hollande (cas de tous les Vers examinés), les tubercules sont souvent difficiles à localiser avec précision. Chaque crête de puberté est en général coupée régulièrement par les sillons intersegmentaires. Les deux localisations les plus fréquentes sont 35-42 (= 8) et 36-42 (= 7). Ce

dernier cas est réalisé dans les populations de Flamanville et de Jersey. Les limites extrêmes observées sont 35-41 (= 7) et 36-43 (= 8).

3. — **Lèvres glandulaires bordant les pores mâles.**

Les lèvres bordant les pores mâles au niveau du 15e segment sont peu turgescentes et débordent faiblement sur les segments 14 et 16.

4. — **Soies génitales.**

A la base des soies génitales, on observe des glandes sétigères qui forment un mamelon saillant. C'est le cas très général des soies *cd* du 9e segment et des soies *ab* des segments 11, 13, 34-43. Les soies *ab* des segments 34-43 se trouvent à la face ventrale du clitellum, celles du segment 43 étant portées par une papille particulièrement renflée. Des soies génitales se rencontrent parfois au niveau des soies *cd* du 11e segment et des soies *ab* des segments 12, 44, 45, 47, 48. Il est important de signaler que les populations de Flamanville et de Jersey ont rarement des soies génitales sur le 44e segment, jamais sur le 45e ; pour ces mêmes populations, les crêtes de puberté n'occupent que 7 segments (36-42). A l'opposé, les populations de Nottingham ou de Versailles ont fréquemment des soies génitales post-clitelliennes sur les segments 44, 45, 46, 47 et des crêtes de puberté sur 8 segments (35-42).

B. — Tractus génital.

1. — **Testicules et spermiductes.**

Aucune variabilité n'a été rencontrée au niveau des glandes génitales. Deux paires de testicules en forme de languette recourbée sont placées dans les segments 10 et 11 et fixées au dissépiments 9/10 et 10/11 (Pl. II).

Les pavillons des canaux déférents sont déployés en regard des testicules. Les spermiductes présentent d'abord un trajet sinueux (épididymes) dans les segments 11 et 12 ; ils se réunissent dans le segment 12. Cette fusion donne naissance à un canal qui débouche au niveau du 15e segment.

2. — **Ovaires et oviductes.**

Les deux ovaires, appendus au dissépiment 12/13, occupent le segment 13 (Pl. II). Les oviductes débouchent au niveau du 14e segment, à proximité de la soie *b*.

3. — **Vésicules séminales.**

Il y a toujours quatre paires de vésicules séminales dans les segments 9 à 12 (Pl. II). Les deux paires antérieures, pédonculées, sont peu importantes et développées à partir de la face antérieure des dissépiments 9/10 et 10/11 ; la spermatogenèse y est sûrement peu active, étant donné la présence de nombreuses grégarines. Les deux paires postérieures, sessiles, volumineuses et multilobées, se dévelop-

pent à partir de la face postérieure des dissépiments 10/11 et 11/12 dans les segments 11 et 12 ; la spermatogenèse est très active à leur niveau.

4.— **Spermathèques.**

Sur tous les Vers examinés au moyen de coupes histologiques, je n'ai observé, à l'exception de deux cas manifestement aberrants et dont il sera question plus tard, que deux structures, en ce qui concerne les spermathèques (sur 271 Lombriciens, 91 avaient quatre paires de spermathèques, 180 en avaient seulement trois paires).

Lorsqu'il existe quatre paires de spermathèques, celles-ci s'ouvrent au niveau des intersegments 7/8 à 10/11 ; lorsqu'il en existe seulement trois paires, elles s'ouvrent au niveau des intersegments 8/9 à 10/11. Les spermathèques sont des ampoules sensiblement sphériques qui communiquent avec l'extérieur par un canal assez court situé au niveau des soies *cd*.

La musculature de la paroi du corps et des dissépiments étant très importante au niveau des deux premières paires de spermathèques (débouchant dans les intersegments 7/8 et 8/9), il arrive que les ampoules soient incluses dans la musculature à la base des dissépiments et difficilement repérables au cours d'une dissection.

De plus, la taille des spermathèques, quand il en existe quatre paires, décroît de la dernière à la première ; celle-ci est très souvent abortive et, dans les cas extrêmes, se réduit même à un minuscule amas dépourvu de cavité centrale (Pl. III). Quand il existe seulement trois paires de spermathèques, la taille des six ampoules est souvent sub-égale.

Les Vers à maturité sexuelle ont généralement des spermathèques pleines de spermatozoïdes, à l'exclusion de la première paire (ouverte dans l'intersegment 7/8) qui est rarement fonctionnelle. Dans le cas des individus possédant quatre paires de spermathèques, la coloration des coupes de la région génitale par l'hématoxyline révèle un contraste très net entre les ampoules de la première paire qui restent claires et celles des paires suivantes qui se colorent intensément en noir.

De nombreux auteurs : Rosa (1886), Michaelsen (1900), Tétry (1938, *a, b*) ont signalé une multiplication des spermathèques dans un même somite. Une telle multiplication semble assez exceptionnelle dans les populations que j'ai observées puisque, sur les 273 individus examinés, 6 seulement présentaient une spermathèque double d'un côté. Omodeo (1956) a souligné la corrélation qui existe entre le nombre des spermathèques et l'extension des crêtes de puberté : plus les pores des spermathèques sont nombreux, plus les crêtes de puberté sont étendues. Mes observations sur *A. icterica* étayent parfaitement cette position : par exemple, pour les individus récoltés à Flamanville et à Jersey et qui, dans leur très grande majorité, ne possédaient que trois paires de spermathèques, les crêtes de puberté montraient une réduction concomitante de leur extension et n'occupaient que 7 segments, du 36e au 42e.

5. — **Anomalies rencontrées au niveau de l'appareil génital.**

Ces anomalies concernent principalement le nombre des spermathèques. Un Lombricien récolté à Jersey n'avait que deux paires de spermathèques ouvertes dans les intersegments 8/9 et 10/11. La paire intermédiaire débouchant dans l'intersegment 9/10 faisait défaut. Un individu provenant du Jardin de la Pépinière à Nancy possédait quatre spermathèques à gauche et seulement deux à droite (ouvertes dans les intersegments 9/10 et 10/11). Un *A. icterica* de Tollevast présentait, d'un côté du corps, une curieuse disposition du pavillon du spermiducte. Au lieu d'être déployé en avant du dissépiment 11/12 en regard du testicule placé dans le segment 11, le pavillon était renversé et situé en arrière du dissépiment dans le segment 12 qui n'est pas un segment testiculaire ; il était donc dépourvu de spermatozoïdes mais aussi développé que dans un cas normal.

C. — Conclusion.

En résumé, mes observations relatives à *A. icterica,* en apportant des précisions d'ordre anatomique sur diverses populations françaises de l'espèce m'autorisent à critiquer les observations effectuées par les auteurs antérieurs : Savigny avait partiellement raison en attribuant à l'espèce *A. icterica* quatre paires de vésicules séminales et quatre paires de spermathèques. En effet, s'il existe bien, dans tous les cas, quatre paires de vésicules séminales, le nombre des spermathèques varie puisqu'il est tantôt de quatre, tantôt de trois paires. Il faut d'ailleurs remarquer que, lorsque quatre paires de spermathèques sont présentes, la première est presque toujours réduite et ne renferme que rarement des spermatozoïdes. Autrement dit, l'espèce se caractérise par la présence de quatre paires de vésicules séminales et de trois paires de spermathèques fonctionnelles. Les individus provenant des Alpes (Haute-Savoie et Valais) ne diffèrent en rien de ceux que j'ai récoltés aux environs de Paris ou en Basse-Normandie ; c'est donc à tort que de Ribaucourt attribuait deux paires de spermathèques seulement aux *A. icterica* des Alpes valaisannes. Il en va de même pour les *A. icterica* que j'ai recueillis dans le Jardin de la Pépinière à Nancy, là même où Tétry avait signalé le Lombricien : tous les individus possèdent quatre paires de vésicules séminales et quatre ou trois paires de spermathèques.

Toutes les observations que j'ai pu faire sur des *A. icterica* de provenance géographique variée présentent donc une variabilité du même ordre et de moindre amplitude que celle qui a été mentionnée par divers auteurs. Je me réserve d'étudier ultérieurement le problème posé par la variabilité du nombre de spermathèques (quatre ou trois paires) à l'intérieur d'une même population. Il est cependant probable, à priori, que des facteurs génétiques en sont responsables ; la comparaison de différentes populations semble, en tout cas, étayer une telle hypothèse : dans la population de Nottingham, par exemple, sur 12 Vers, 10 possédaient quatre paires de spermathèques et deux,

trois paires seulement ; les crêtes de puberté s'étendaient le plus souvent sur 8 segments (35-42), les soies génitales atteignant le 47e segment ; dans la population de Flamanville, au contraire, sur 50 individus, 46 présentaient trois paires de spermathèques et 4 seulement, quatre paires, les crêtes de puberté se réduisant à 7 segments (36-42) et les soies génitales dépassant rarement le 43e segment.

Il faut enfin remarquer qu'au point de vue de sa distribution géographique, *A. icterica* n'avait encore jamais été signalé en Basse-Normandie, où l'espèce présente cependant une densité exceptionnelle ; c'est aussi, à ma connaissance, la première fois qu'elle est récoltée dans les Iles Anglo-Normandes dont la faune avait déjà fait l'objet de quelques études (Friend, 1913).

Chapitre IV.

DISCUSSION SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE DE L'ESPÈCE *ICTERICA* (SAV.).

La place de l'espèce *icterica* dans la famille des *Lumbricidae* reste encore incertaine. Rosa l'avait rattachée au genre *Allolobophora* Eisen en raison de la présence de quatre paires de vésicules séminales. Michaelsen et Tétry, ne trouvant que deux paire de vésicules séminales, en avaient fait une espèce du genre *Eophila* Rosa.

Pour concilier ses propres observations avec celles des auteurs précédents, Cernosvitov (1942) distinguait *A. icterica* (Sav.) f. *typica* à quatre paires de vésicules séminales et *A. icterica* f. *dicystis* (= *Eophila icterica* Michaelsen) à deux paires de vésicules séminales. Omodeo (1956), dans sa nouvelle classification, adopte une solution parallèle en distinguant *Eophila icterica* (Sav.) f. *typica* et *E. icterica* f. *dicystis*.

Au début de mes recherches sur l'espèce *icterica* (1954), la Systématique des *Lumbricidae* était encore basée essentiellement sur la disposition des organes génitaux. Les Lombriciens possédant quatre paires de vésicules séminales étaient attribués au genre *Allolobophora* ; il m'est donc apparu normal, en prenant comme référence le travail de Cernosvitov (1942), de placer les *icterica* normands dans le genre *Allolobophora* et d'en faire des *A. icterica* (Sav.) f. *typica*.

Omodeo (1956), ayant observé combien l'organisation de l'appareil génital des Oligochètes était sujette à des variations notables, a établi une nouvelle classification où les caractères sexuels ne jouent plus qu'un rôle secondaire. Cet auteur place *icterica* dans le groupe d'espèces *targionii* du genre *Eophila* Rosa (Omodeo em.). Les espèces appartenant au genre *Eophila* modifié par Omodeo se caractérisent par leurs dimensions grandes ou rarement moyennes, leur nombre de segments toujours supérieur à 180 et même habituellement supérieur à 250, les sillons longitudinaux qui parcourent le péristomium, le nombre des vésicules séminales (deux paires ou moins souvent quatre paires), la multiplicité des spermathèques dans chaque somite,

la présence d'épididymes, la disposition fasciculée de la musculature et la structure des premiers dissépiments qui sont très épais, en forme d'entonnoir. Le groupe d'espèces *targionii* possède deux à cinq paires ou groupes de paires de spermathèques de grandeur décroissante de l'arrière vers l'avant.

Il est certain que plusieurs caractères apparentent l'espèce *icterica* au groupe *targionii* du genre *Eophila* : nombre de spermathèques compris entre deux et cinq paires (tantôt quatre, tantôt trois), taille des spermathèques décroissant de la dernière à la première (quand il en existe quatre paires), présence d'épididymes et enfin forte épaisseur des dissépiments antérieurs.

Cependant, d'autres caractères paraissent obliger à éloigner l'espèce *icterica* du genre *Eophila*, la rapprochant au contraire du genre *Allolobophora* : le nombre de segments, auquel la Systématique d'Omodeo confère une grande importance, est l'un des plus marquants. Omodeo (1956) pense en effet que le genre *Eophila* s'est détaché de la souche ancestrale à une époque assez reculée (début du tertiaire) où régnaient des conditions climatiques de type tropical qui ont pu faire évoluer les Lombriciens vers des dimensions gigantesques. A l'appui de cette hypothèse, il cite le cas des Oligochètes géants vivant actuellement dans les régions équatoriales.

L'espèce *icterica* n'illustre pas cette évolution vers des dimensions importantes ; en effet, pour la presque totalité des centaines d'individus adultes que j'ai pu observer, le nombre de segments reste inférieur à 180, comme je l'avais déjà signalé en 1959, alors qu'il devrait toujours, selon Omodeo, être supérieur à ce chiffre. J'ai eu l'occasion de récolter à Brix, Manche, dans des sols tourbeux constituant un biotope très particulier, des individus de grande taille ; la numération de leurs segments démontre cependant que l'élévation de la taille ne s'accompagne jamais d'une élévation corrélative du nombre de segments qui reste compris entre 126 et 175.

A. icterica présente constamment quatre paires de vésicules séminales ; les spermathèques, quand il en existe seulement trois paires, sont souvent sub-égales comme chez *A. chlorotica* (Sav.). Le péristomium n'est jamais nettement sillonné (l'épiderme étant seulement fissuré irrégulièrement sur le pourtour immédiat de la bouche et non sur la totalité du segment péribuccal) ; la musculature longitudinale, en avant et en arrière du clitellum, se rattache au type penné et non au type fasciculé.

On voit ainsi que, suivant les caractères traditionnellement employés dans la Systématique des Lombriciens, l'espèce que j'ai étudiée se rapproche, soit du genre *Allolobophora*, soit du genre *Eophila*. Les principaux arguments qui s'opposent à son apparentement au genre *Eophila* (contrairement à l'opinion d'Omodeo) me paraissent être la taille relativement réduite et le nombre de segments relativement peu élevé de 99 % des exemplaires que j'ai étudiés ; je rappellerai d'ailleurs que la forme de grande taille habitant les tourbières de Brix présente un nombre de métamères plutôt inférieur à celui des exemplaires provenant des autres stations prospectées.

Il faudrait donc, pour que l'espèce *icterica* puisse s'intégrer dans le genre *Eophila* (Omodeo em.), abaisser, entre autres modifications, le nombre de segments des exemplaires adultes aux environs de 150.

Il me semble préférable, en fonction des résultats que j'ai acquis sur de nombreux exemplaires d'*icterica* provenant de la Manche et d'autres stations françaises, suisses et anglaise, de maintenir provisoirement l'espèce que j'ai étudiée dans le genre *Allolobophora* comme l'a fait Gates en 1958.

Cette position paraît d'autant plus raisonnable qu'Omodeo lui-même (1956) a exprimé quelques doutes sur la validité de l'attribution de l'espèce *icterica* au genre *Eophila*.

Un autre problème est soulevé par les observations de Bartoli. Ce dernier auteur, en effet, a attribué une forme provençale, sûrement proche de celle que j'ai étudiée, au genre *Eophila* (Omodeo em.) en raison de sa grande taille, du nombre de segments élevé (225 à 385), du péristomium sillonné, de la division des spermathèques, de la présence de deux paires seulement de vésicules séminales (celles correspondant aux segments 9 et 10 ayant disparu). Il faut reconnaître que l'ensemble de ces caractères conduit à rapprocher cette forme provençale du genre *Eophila* plutôt que du genre *Allolobophora*. Mais il n'est pas prouvé, dans l'état actuel de nos connaissances, que les individus provençaux examinés par Bartoli représentent une sous-espèce de la forme à quatre paires de vésicules séminales qui habite la presqu'île cotentine : indépendamment des différences mineures qui séparent les deux formes (localisation du clitellum, des crêtes de puberté, des soies génitales), il semble probable que la disparité du nombre des métamères puisse constituer une barrière efficace interdisant d'éventuels accouplements entre les formes normande (à quatre paires de vésicules séminales) et provençale (à deux paires de vésicules séminales).

Aussi longtemps que ce critère d'interfécondité ne sera pas établi, la validité des individus à deux paires de vésicules séminales en tant que sous-espèce *dicystis* de l'espèce *icterica* à quatre paires de vésicules séminales restera incertaine.

DEUXIÈME PARTIE.

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

J'ai été amené à préciser les caractères anatomiques d'*A. icterica* en raison des insuffisances des descriptions antérieures qui s'expliquent par la rareté relative d'une espèce connue seulement de quelques stations européennes, d'ailleurs passablement éloignées les unes des autres ; on comprendra évidemment que, dans ces conditions, l'on ne possède que peu de données sur l'écologie de l'espèce, dont la connaissance est cependant indispensable pour l'analyse du comportement.

Après un rappel de la répartition européenne d'*A. icterica*, je m'attacherai à étudier en détail la distribution de l'espèce dans le Cotentin, région où j'ai fait les observations les plus détaillées. Je préciserai ensuite quelques points de l'écologie d'*A. icterica* dans la région que j'ai prospectée.

Chapitre V.

RÉPARTITION D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

A. — Répartition européenne.

L'aire occupée par *A. icterica* (fig. 2) est restreinte et limitée à l'Europe Occidentale. Le Lombricien est connu actuellement dans sept pays : Italie, Suisse, France, Angleterre, Allemagne, Belgique et Danemark (Gates, 1958, localité non précisée). En Italie, le Lombricien a été trouvé dans plusieurs localités du Piémont et des Alpes piémontaises et en Ligurie près de Gênes. D'après Rosa, les individus piémontais appartiennent bien à la forme possédant quatre paires de vésicules séminales. Cependant, la découverte par Michaelsen en 1900 d'un individu possédant seulement deux paires de vésicules séminales, identique aux exemplaires trouvés récemment par Bartoli en Provence, fait croire à une coexistence possible des deux formes dans le Piémont.

En Suisse, de Ribaucourt (1896) indique qu'*A. icterica* « vit en petite quantité à Berne, dans les Alpes bernoises, dans le Jura Bernois, de 500 à 2.300 m au-dessus du niveau de la mer, et en grande quantité dans les Alpes valaisannes. Dans le Jura, cette espèce est rare ». Je

l'ai récoltée personnellement dans les sols du Valais (Val d'Hérens et Val d'Anniviers) où tous les échantillons observés avaient bien quatre paires de vésicules séminales. Bretscher (1899) a signalé le Lombricien à Zurich ; *A. icterica* a aussi été mentionné à Genève (Satigny) et en Argovie (Ryburg) par Piguet et Bretscher (1913).

Fig. 2. — Répartition européenne d'*Allolobophora icterica*.

En France, *A. icterica* a été récolté pour la première fois par Savigny à Versailles au début du siècle dernier ; l'espèce est fréquente aux environs de Paris et très commune en Basse-Normandie. Je l'ai aussi recueillie à Combloux en Haute-Savoie ; on peut rattacher la population savoyarde à celle qui existe dans les Alpes valaisannes. Partout ailleurs, la répartition est discontinue ; Rosa (1893) signale *A. icterica* à Valenciennes et Tétry (1938, *b*) dans des jardins de la ville de Nancy. J'ai examiné un lot d'individus provenant du jardin de la Pépinière à Nancy, dont Tétry avait étudié la faune lombricien-

ne ; les Vers sont identiques aux individus bas-normands. Michon (1954) a trouvé à Poitiers deux *A. icterica,* toujours dans un jardin. Enfin Omodeo a décrit récemment (1961) trois exemplaires provenant des Bouches-du-Rhône et du Var.

En Angleterre, l'Oligochète est rare et peu de Lombriciens illustrent aussi bien qu'*A. icterica* les cas de transport par l'homme : Friend le découvre pour la première fois en 1905 dans le Jardin botanique de Chelsea (créé au XVIII[e] siècle), puis dans le Jardin botanique de Cambridge « a somewhat suspicious locality » comme l'écrivait Southern (1909). Friend (1923) pense d'ailleurs qu'il s'agit bien d'une importation de l'étranger. Evans et Guild (1947) mentionnent la présence d'*A. icterica* à la Station Expérimentale de Rothamsted, Harpenden, Comté de Hertford où le Lombricien a été récolté au voisinage d'une plantation d'arbustes provenant de l'étranger ; ils le signalent également en Ecosse, à Stirling (six individus au total). Selon Cernosvitov et Evans (1947), *A. icterica* a aussi été rencontré à Kew et dans les Jardins botaniques d'Oxford ; à leur avis, la localisation de cette espèce dans les Jardins botaniques ou à proximité immédiate de ceux-ci, semble une preuve de son importation du Continent. A Nottingham, c'est encore dans des jardins que Jefferson a capturé quelques échantillons dont j'ai fait l'étude anatomique.

Il en est de même en Allemagne où Baltzer (1956) n'a signalé *A. icterica* que dans le Jardin botanique de Munster et dans un jardin à Bielefeld ; il considère sa présence en Westphalie comme le résultat d'une importation.

Dans l'état actuel de nos connaissances, la distribution d'*A. icterica* demeure curieuse ; il n'existe que deux foyers vraiment importants : le foyer alpin et le foyer bas normand. Toutes les découvertes faites dans des Jardins botaniques résultent du transport de cocons ou de Vers associés à des plantes. Michaelsen (1903) a établi une longue liste d'espèces exotiques introduites à Hambourg en même temps que différentes espèces végétales. Le sort des espèces ainsi introduites dépend de leur faculté d'adaptation au nouveau milieu. Il est possible qu'en présence de conditions favorables, *A. icterica* puisse s'étendre autour du centre d'implantation.

Dans une étude consacrée aux particularités de la Zoogéographie des Lombriciens, Omodeo (1952) cite comme répartition extrêmement significative celle de *Dendrobaena mammalis* (Sav.), *Eophila icterica* et *Lumbricus festivus* (Sav.) qui occupent une aire en forme de triangle dont le sommet est compris entre le cours inférieur du Rhône et les Alpes maritimes. Le côté Est traverse les Alpes Occidentales pour suivre ensuite le cours du Rhin ; le côté Ouest, imparfaitement connu, suit probablement le Rhône inférieur et la Loire. La limite Nord est différente dans les trois cas : pour *E. icterica,* elle traverse l'Angleterre méridionale.

En fait, cette distribution paraît en partie artificielle puisque l'introduction d'*A. icterica* en Angleterre remonte sans doute à une date récente et semble uniquement imputable aux transports d'espèces botaniques réalisés par l'homme.

B. — Répartition dans le Cotentin.

L'abondance d'*A. icterica* dans le département de la Manche m'a permis d'étudier sa répartition d'une manière plus approfondie qu'on n'avait pu le faire jusqu'ici.

Le Cotentin est composé de terrains variés ; les roches primaires sont localisées dans la région nord de la presqu'île : d'origine sédimentaire ou éruptive, elles ont donné naissance à des sols siliceux. Plus au sud, les auréoles du Bassin de Carentan appartiennent au lias ; elles sont surmontées de sols souvent riches en carbonates dont le pH s'élève fréquemment au dessus de 7. La région côtière comporte une alternance de zones basses et sableuses (Anse de Vauville sur la côte ouest, région de Barfleur sur la côte est) et de parties plus élevées (falaises du Cap de la Hague et du front nord du Cotentin). J'ai également étudié les Lombriciens de l'Ile Anglo-Normande de Jersey où la présence d'*A. icterica* n'avait jamais été signalée. Au point de vue pédologique, les sols jersiais sont essentiellement siliceux comme ceux de la partie nord du Cotentin.

Le nord du département de la Manche est couvert de prairies naturelles ; les terres cultivées sont peu répandues sauf dans la zone littorale où les cultures maraîchères sont en extension comme elles le sont également dans les Iles Anglo-Normandes.

La répartition d'*A. icterica* a été envisagée en fonction de différents facteurs : pH, texture des sols et méthodes culturales.

J'ai fait dans le nord du Cotentin et à Jersey de nombreuses récoltes de Lombriciens, toujours dans des prairies naturelles. Cent onze stations ont ainsi été visitées (fig. 3). Pour chacune d'elles, la faune a été recensée grâce à de multiples prélèvements effectués à la bêche aux périodes les plus favorables de l'année (automne, hiver, printemps) et le sol a été analysé (les analyses ont porté sur un horizon superficiel constitué par les vingt premiers centimètres où les Vers se tiennent habituellement). Les résultats ont été groupés dans le tableau 4 où sont indiqués :

1° le nom de la station affecté d'un numéro indiquant sa localisation sur la carte, de la lettre C (station côtière) ou I (station située à l'intérieur des terres) ;

2° le total des éléments fins du sol rangés suivant la classification de Duchaufour (1960) : colloïdes minéraux (éléments inférieurs à 2 µ), limons fins (particules comprises entre 2 et 20 µ), limons grossiers (éléments entre 20 et 50 µ) ;

3° le pH mesuré au pH mètre à électrode de verre ;

4° la présence ou l'absence d'*A. icterica* exprimées par les signes + ou —.

1. — Influence du pH.

Dans une publication précédente (1955), j'avais signalé qu'*A. icterica*, abondant dans les sols siliceux acides du nord de la presqu'île, faisait défaut dans les terrains calcaires d'origine liasique de

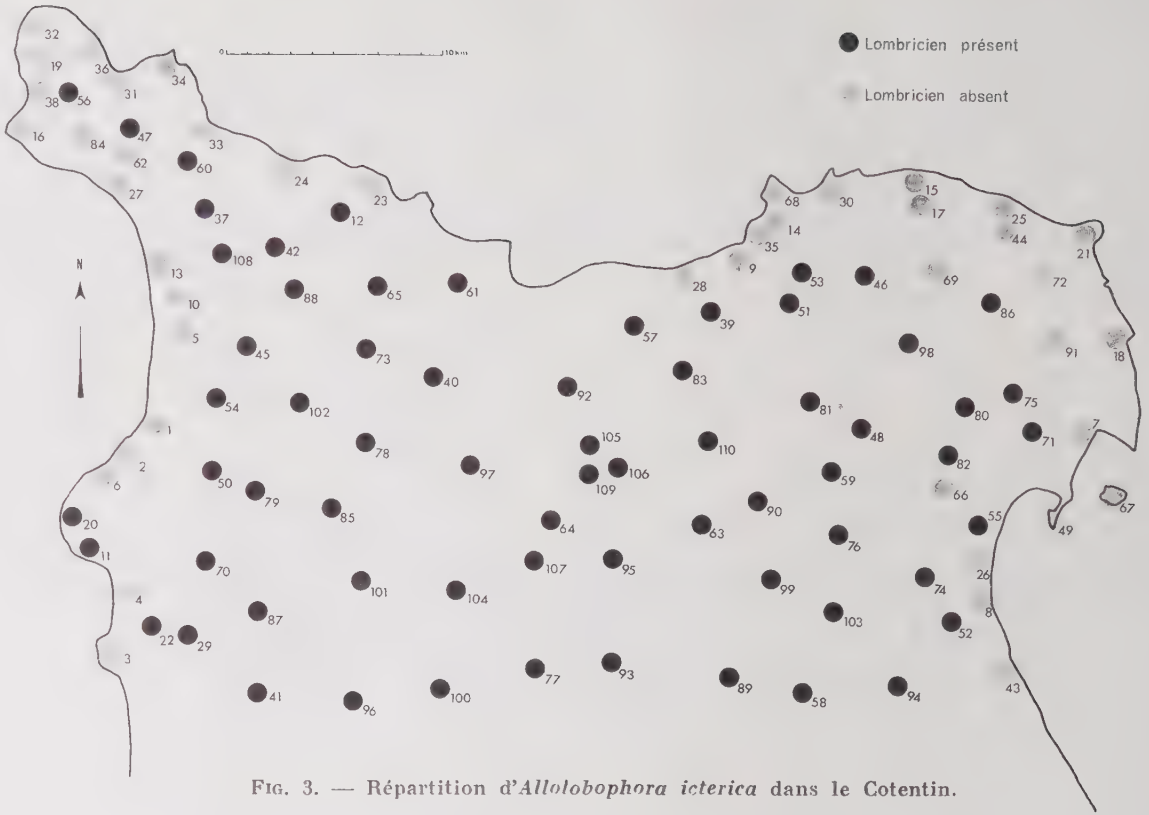


FIG. 3. — Répartition d'*Allolobophora icterica* dans le Cotentin.

TABLEAU 4.

N°	Stations prospectées	Eléments fins du sol en g pour mille	pH	*A. icterica*
1 — C.	Siouville (Le Pont Langlois)	77,3	8,05	—
2 — C.	Siouville (Mont Sauvage)	117,7	8,10	—
3 — C.	Le Rozel (La Pointe)	120,3	7,90	—
4 — C.	Les Pieux (Sciotot)	167,1	7,90	—
5 — C.	Biville (Les Dunes)	177,6	8,00	—
6 — C.	Flamanville (Diélette)	180,8	7,85	—
7 — C.	Réville (Pont de Saire)	255,5	7,30	—
8 — C.	Lestre (Le Manoir)	259,7	7,50	—
9 — C.	Maupertus (La Rue)	298,3	5,25	—
10 — C.	Vauville (Grand Thot)	317,8	7,60	—
11 — C.	Flamanville (Houel)	375,3	5,90	+
12 — I.	Nacqueville	375,5	5,60	+
13 — C.	Vauville (Fontaine Thomas)	388,5	7,50	—
14 — C.	Fermanville (Le Perrey)	390,5	5,00	—
15 — C.	Vrasville (Les Mares)	425,5	5,70	—
16 — C.	Jobourg (Le Nez)	442,7	5,65	—
17 — C.	Angoville (Le Maret)	452,2	5,40	—
18 — C.	Montfarville (Pointe de Sly)	455,6	7,60	—
19 — C.	Auderville	463,3	5,95	—
20 — C.	Flamanville (Le Cap)	466,0	5,75	+
21 — C.	Gatteville (La Vigie du Couperon)	472,4	5,65	—
22 — I.	Le Rozel (Château)	474,8	7,15	+
23 — C.	Nacqueville (La Mouretterie)	475,9	6,65	—
24 — C.	Gréville (Le Grand Hâvre)	477,5	5,65	—
25 — C.	Néville (Pointe de Néville)	478,4	5,30	—
26 — C.	Morsalines (Eglise de Grenneville)	485,3	7,60	
27 — C.	Herquemoulin	497,6	5,85	—
28 — C.	Bretteville (Pointe du Heu)	511,3	6,60	—
29 — I.	St. Germain-le-Gaillard	515,3	5,50	+
30 — C.	Cosqueville (Fréval)	516,8	5,50	—
31 — C.	Omonville (Anse St. Martin)	519,3	5,55	—
32 — C.	Auderville (Goury)	522,9	5,35	—
33 — C.	Eculleville (Fosse Néel)	529,7	5,65	—
34 — C.	Omonville (Jardeheu)	534,2	5,60	
35 — C.	Fermanville (Pointe du Brulay)	542,9	5,10	
36 — C.	St. Germain-des-Vaux (Batterie)	546,1	5,50	
37 — I.	Beaumont-Hague	554,7	5,05	+
38 — C.	Jobourg (Ecalgrain)	559,6	5,30	—
39 — I.	Bretteville (Maison Patres)	569,5	5,50	—
40 — I.	Martinvast	570,2	5,85	+
41 — I.	Pierreville (La Dauvernerie)	576,5	5,65	+
42 — I.	Ste. Croix-Hague (Lucas)	577,3	5,25	+

TABLEAU 4 (suite).

N°	Stations prospectées	Eléments fins du sol en g pour mille	pH	*A. icterica*
43 — C.	Quinéville (Le Château)	584,4	7,50	—
44 — C.	Gouberville	585,8	5,15	—
45 — I.	Vastevillé	591,6	5,50	+
46 — I.	St. Pierre-Eglise (Le Château)	598,3	5,70	+
47 — I.	Digulleville (Le Pont Durand)	614,8	5,55	+
48 — I.	Teurthéville-Bocage	615,0	5,00	+
49 — C.	St. Vaast-la-Hougue	616,9	6,10	—
50 — I.	Helleville (Les Vaux)	617,8	6,20	+
51 — I.	Gonneville (Les Cinq Chemins)	619,2	5,75	+
52 — I.	Lestre (Le Jardin)	623,3	6,75	+
53 — I.	Carneville (Le Château)	625,8	5,60	+
54 — I.	Héauville	626,0	6,25	+
55 — C.	Morsalines (Le Lieu Perret)	632,6	7,70	+
56 — I.	Omonville-la-Petite	635,2	5,30	+
57 — I.	Digosville (St. Gabriel)	637,5	5,30	+
58 — I.	St. Cyr (Les Fosses Blanches)	644,9	5,95	+
59 — I.	Teurthéville-Bocage (Flamberie)	648,9	5,65	+
60 — I.	Eculleville	654,0	5,25	+
61 — I.	Equeurdreville	657,3	5,25	+
62 — I.	Jobourg (La Lande)	658,0	5,60	—
63 — I.	Sauxemesnil (Le Prieuré)	659,1	5,15	+
64 — I.	Brix (Le Presbytère)	666,9	5,65	+
65 — I.	Tonneville (Le Vaublat)	671,2	5,85	+
66 — I.	Videcosville (Bois du Rabey)	671,6	5,65	—
67 — C.	Ile de Tatihou	673,0	4,90	—
68 — C.	Fermanville (Le Sémaphore)	674,0	5,35	—
69 — I.	Varouville (La Micacerie)	678,5	5,20	—
70 — I.	Les Pieux	680,9	5,65	+
71 — I.	La Pernelle (Les Tronqués)	690,3	6,10	+
72 — I.	Tocqueville (La Roque)	692,6	5,45	—
73 — I.	Flottemanville-Hague	696,2	5,55	+
74 — I.	Octeville-la-Venelle	698,6	5,70	+
75 — I.	La Pernelle	699,3	5,95	+
76 — I.	Montaigu (La Fieffe)	703,7	6,20	+
77 — I.	Rocheville (Le Closet)	725,6	6,50	+
78 — I.	Couville (La Dorangerie)	731,7	5,60	+
I.	Ile de Jersey (Trinity)	732,0	5,75	+
79 — I.	Sotteville (Le Château)	738,3	5,70	+
80 — I.	Le Vast (Pépinvast)	739,9	5,55	+
81 — I.	Brillevast (Bois de Barnavast)	743,9	6,05	+
82 — I.	Quettehou (La Billarderie)	746,3	5,60	+
83 — I.	Mesnil-au-Val (Auvray)	751,1	6,00	+

TABLEAU 4 (suite).

N°	Stations prospectées	Eléments fins du sol en g pour mille	pH	*A. icterica*
84 — I.	Jobourg	752,2	5,05	—
85 — I.	Bricqueboscq (Les Mesles)	754,0	5,65	+
86 — I.	Ste. Geneviève (Tronville)	754,4	5,50	+
87 — I.	Grosville (Bonnetot)	755,5	5,60	+
88 — I.	Ste. Croix-Hague (La Genetellerie)	757,4	6,40	+
89 — I.	Valognes (Le Genestel)	760,5	5,55	+
90 — I.	Sauxemesnil (L'Eglise)	765,0	5,95	+
91 — I.	Anneville-en-Saire	771,5	6,95	—
92 — I.	La Glacerie (La Roche au Chat)	775,9	5,65	+
93 — I.	Négreville	776,2	6,65	+
94 — I.	St. Floxel (La Couhière)	784,0	6,45	+
95 — I.	St. Joseph (Hameau au Long)	791,9	5,70	+
96 — I.	Le Vrétot (La Venourie)	792,6	5,60	+
97 — I.	Tollevast	793,2	5,00	+
98 — I.	Canteloup (Bois de Boutron)	795,1	5,85	+
99 — I.	Tamerville	802,8	5,70	+
100 — I.	Bricquebec (La Trappe)	804,8	6,00	+
101 — I.	Rauville-la-Bigot (Le Fresne)	807,2	5,75	+
102 — I.	Teurthéville-Hague (Néretz)	807,7	5,60	+
103 — I.	St. Germain-de-Tournebut	810,3	5,95	+
104 — I.	St. Martin-le-Hébert	812,6	5,60	+
105 — I.	Brix (La Brûlette)	822,3	4,58	+
106 — I.	Brix (La Lande)	830,2	4,69	+
107 — I.	Sottevast (Ferme du Bois)	836,9	5,75	+
108 — I.	Ste. Croix-Hague (La Terrasse)	842,1	4,90	+
109 — I.	Brix (Pré de l'Avenue)	904,0	5,20	+
110 — I.	Ruffosses (Montvazon)	947,7	5,55	+

la région de Ste-Mère-Eglise et j'avais attribué cette curieuse distribution à l'opposition des pH. La fréquence du Lombricien dans les terrains acides traduit vraisemblablement une préférence pour une forme déterminée de la matière organique présente dans le sol. La relation entre le pH du sol et la répartition des Lombriciens a fait l'objet de multiples publications.

Arrhenius (1921) a étudié le comportement des Vers placés sur des échantillons de sol dont le pH avait été ajusté à une valeur déterminée par addition d'acide sulfurique, de potasse ou de soude. La gamme des pH s'étendait de 2,3 à 12 ; dans ces conditions, *Perichaeta indica* Horst, Oligochète javanais, meurt au bout de cinq jours dans les sols où le pH est inférieur à 6 et supérieur à 7 ; il en est de même pour *L. terrestris* L. Arrhenius en conclut que les Vers de terre ne

peuvent vivre que dans des sols à pH neutre ou légèrement acide (compris entre 6 et 7). Des opinions identiques ont été formulées par Moore (1922), Phillips (1923) et Salisbury (1923).

Les limites indiquées par Arrhenius apparaissent très exagérées. Wherry (1924) rapporte qu'*Helodrilus lönnbergi* Mich. a une préférence pour les sols acides du Maryland (pH 4,7). Olson (1928) a récolté dans les sols de l'Ohio, avec un pH de 5,45, *A. caliginosa* (Sav.) f. *trapezoides* Dugès et *L. terrestris*. *Lumbriculus variegatus* (Müll.) habite les tourbières acides à sphaignes des environs de Perm et survit une semaine à pH 3,9 (Svetlov, 1926). Dans les sols forestiers du Danemark, Bornebusch (1930) a constaté la présence de *Dendrobaena octaedra* (Sav.) à un pH voisin de 4,3 ; cet auteur a établi une distinction entre les Lombriciens vivant à faible profondeur et tolérant l'acidité et les Lombriciens fouisseurs qui ne tolèrent pas l'acidité. Selon Guild (1948), des espèces de petite taille : *Dendrobaena rubida* (Sav.), *Dendrobaena octaedra* et *Bimastus eiseni* (Levins.) sont typiques des prairies naturelles fortement acides de la région de Stirling en Ecosse.

Satchell (1955), à la suite de récoltes effectuées dans les sols forestiers du Lake District a approfondi la distinction établie par Bornebusch entre espèces tolérant ou non les terrains acides ; il distingue des espèces « acid tolerant » qui habitent à la surface du sol une mince zone riche en débris organiques : *B. eiseni, D. octaedra, D. rubida,* des espèces « acid intolerant » qui fréquentent la partie minérale du sol : tous les représentants du genre *Allolobophora,* et enfin des espèces « ubiquitous » également répandues dans les sols acides et alcalins : *Lumbricus rubellus* Hoffmstr., *L. terrestris, L. castaneus* (Sav.), *Octolasium cyaneum, Dendrobaena subrubicunda* (Eisen).

L'importance des populations de Lombriciens en fonction du pH a également été envisagée par Jefferson (1956) : elle augmente à partir de pH 5 et tend à un maximum aux environs de pH 6 à 6,5. Les fortes densités ne sont pas la caractéristique des sols alcalins contenant du carbonate de calcium.

A. icterica est présent dans 68 des 111 stations du nord du Cotentin ; le sol a un pH inférieur à 6 dans 54 cas, compris entre 6 et 7 dans 12 cas et supérieur à 7 à deux endroits seulement. A une exception près, le Lombricien est régulièrement absent des sols où le pH s'élève au-dessus de 7,5. Les localités où le pH avoisine 8 sont situées dans la zone côtière et leur réaction alcaline s'explique par leur richesse en carbonates provenant de multiples petits fragments coquilliers. Ces sols sont cependant habités par divers Lombriciens ; *A. caliginosa* (Sav.) f. *typica* y est toujours très abondant et j'ai noté la présence très fréquente des gros *Allolobophora terrestris* (Sav.) f. *typica* et f. *longa* Ude (à Réville, pH 7,3, Lestre, Quinéville et Vauville, pH 7,5, Montfarville et Morsalines, pH 7,6, Biville, pH 8).

C'est dans l'intérieur de la presqu'île et là où les pH sont les plus bas qu'*A. icterica* forme les populations les plus importantes, atteignant par exemple 233 individus au m² à Tollevast (pH 5).

En dehors du Cotentin, *A. icterica* a été récolté à Nottingham par Jefferson (communication personnelle) dans des sols où le pH est toujours inférieur à 5,6. En Suisse, dans les Alpes du Valais, j'ai trouvé des *A. icterica* peu abondants dans des sols de pH voisin de la neutralité. Jeanson-Luusinang (1961) a récolté le Lombricien à Versailles dans un sol à pH 7 ; elle a constaté dans ses élevages que l'Oligochète tolère des pH de 4,2 à 8. Ce résultat confirme la remarquable tolérance d'*A. icterica* pour les sols acides. D'après Satchell (1955), les espèces rencontrées dans les sols forestiers acides sont confinées dans un mince horizon superficiel. *A. icterica* ne peut être comparé à ces Lombriciens car il descend facilement à une profondeur de 40 à 60 cm. Jeanson-Luusinang trouve qu'en élevage « son activité globale est près de trois fois plus importante à pH 8 qu'à pH 4,2 ». Il faudrait cependant savoir si la très grande activité manifestée à pH 8 exprime une réaction favorable ou défavorable vis-à-vis du milieu et si les Vers ne cherchent pas ainsi à s'évader de l'endroit où ils ont été placés. Dans une étude expérimentale, Evans (1947) a en effet prouvé que les individus appartenant au genre *Lumbricus* forent des galeries nombreuses quand les conditions alimentaires deviennent défavorables. Jefferson (1958) aboutit aux mêmes conclusions pour *A. terrestris* et *L. terrestris*.

A. icterica est donc particulièrement abondant dans les sols acides du nord du département de la Manche ; sa fréquence est sans doute en rapport avec une alimentation déterminée, que ce soit la matière organique incorporée au sol ou la composition de la couverture végétale. Le Lombricien paraît au contraire très rare dans les terrains où le pH s'élève au-dessus de 7.

2. — **Influence de la texture du sol.**

La carte (fig. 3) qui schématise la répartition d'*A. icterica* dans le Cotentin met en évidence son absence quasi-totale au voisinage de la mer. Ce fait a retenu mon attention et m'a amené à envisager l'action possible de la structure des sols sur la distribution du Lombricien. Dans le tableau 4, les sols ont été classés en fonction de leurs teneurs croissantes en éléments fins. Il apparaît alors qu'*A. icterica* fait presque toujours défaut dans les sols à texture grossière, fréquents dans la région côtière ; au contraire, sa présence est plus régulière là où la structure est fine. Cette répartition lui est particulière ; en effet, certains Lombriciens tolèrent les sols sableux : *A. caliginosa* f. *typica* a été rencontré dans *toutes* les stations proches de la mer ; il y constitue souvent de fortes populations et reste toujours l'espèce dominante. Il existe une sorte de balance entre *A. caliginosa* et *A. icterica* ; la première espèce est commune dans la région côtière où la seconde est inexistante. A l'intérieur de la presqu'île, la répartition est inverse et *A. icterica* devient souvent l'espèce dominante (Saussey, 1957). Dans les sols sableux, j'ai aussi récolté fréquemment les gros *Allolobophora terrestris*, la forme *longa* étant toujours plus répandue que la forme *typica*. L'influence de la structure du sol sur la distribution

des Lombriciens est connue depuis longtemps ; dès 1900, Henry écrivait : « On sait en effet qu'il y a très peu de Vers dans le sable quartzeux dont les angles vifs éraillent intus et extra leur épiderme et surtout leur épithélium intestinal ».

En Ecosse, dans le district de Stirling, Guild (1948) a établi l'influence de divers types de sols sur la structure des populations de Lombriciens ; il conclut à l'existence de différences tant pour l'effectif global des Vers que pour les pourcentages de chaque espèce au sein des populations. Dans tous les cas, *A. caliginosa* est l'espèce dominante avec une préférence pour le « light loam » ; *A. terrestris* f. *longa* est fréquent dans les « light » et « medium loam » ainsi que dans les terrains argileux, mais se raréfie dans les sols sableux. Cette aversion pour les sables est également mentionnée par Reynoldson (1955) dans son étude de la faune de la région de Bangor (North Wales) : les densités les plus faibles sont observées dans les sols sableux des dunes semi-fixées.

La répartition des Oligochètes de la savane de Singrobo (Côte d'Ivoire) a amené Vaillaud (1963) à envisager l'action possible de la granulométrie : *Dichogaster terrae-nigrae* n. sp. (*Acanthodrilidae*) « semble confiné aux terres noires composées essentiellement d'argiles et de limons et fait régulièrement défaut dans les sables ferrugineux tropicaux ; *Chuniodrilus zielae* Omodeo (*Eudrilidae*) est caractéristique des terres noires et ne se rencontre pas dans les sables hydromorphes, « la haute teneur en sables grossiers (51 %) est peut-être la cause de cette absence ».

Les quelques renseignements concernant les sols où vit *A. icterica* en dehors de la Basse-Normandie sont fragmentaires. A Versailles, Jeanson-Luusinang (communication personnelle) a trouvé *A. icterica* abondant dans un sol de limon avec la texture suivante (exprimée en g pour mille de terre fine et sèche) : éléments inférieurs à 2 µ : 136, éléments compris entre 2 et 20 µ : 132, éléments compris entre 20 et 200 µ : 655, éléments compris entre 200 µ et 2 mm : 20.

TABLEAU 5.

Analyse physique des sols du Valais.

	Vex (Val d'Hérens)	Vissoie (Val d'Anniviers)
Taille des éléments :		
< 2 µ	132,0	132,5
2 à 20 µ	309,8	280,9
20 à 50 µ	83,3	164,4
50 à 100 µ	292,1	140,6
100 à 200 µ	49,7	69,2
200 à 500 µ	40,0	60,5
500 µ à 1 mm	30,0	51,7
1 à 2 mm	13,9	17,3
Matières organiques	48,0	80,6

En Ecosse, *A. icterica* est rare et n'a été récolté que dans des sols argileux (Guild, 1948).

Dans les Alpes du Valais (Val d'Hérens et Val d'Anniviers), *A. icterica* habite les sols formés sur des moraines récentes ; leur structure est fine comme le prouvent les résultats d'analyses physiques détaillées figurant au tableau 5 (résultats exprimés en g pour mille de terre fine et sèche).

La classification pédologique internationale range ces sols parmi les limons sableux ; leur teneur en matières organiques est particulièrement élevée, ce qui explique leur teinte très foncée, presque noire.

3. — **Influence des méthodes culturales.**

Un autre facteur joue certainement un rôle important dans la répartition d'*A. icterica* ; c'est le traitement subi par le sol : prairie ou labours. Le Lombricien est régulièrement présent dans les prairies naturelles du nord du Cotentin. J'ai pu m'assurer à diverses reprises de son absence souvent totale dans les terres qui avaient été labourées pendant plusieurs années consécutives. Evans et Guild (1948) ont déjà observé des réductions spectaculaires de la faune après cinq années de labours successifs ; ils les attribuent à la raréfaction de la nourriture et aux modifications de la structure du sol. Les observations de Zicsi (1958) parlent dans le même sens. Dans le tableau 6, j'ai regroupé les résultats d'un dénombrement de Lombriciens effectué à Tollevast en 1955 dans quatre herbages contigus : Le Parc, La Grande Prairie, Les Linières, Le Dos d'Ane. Pour chaque prélèvement, j'ai arrosé un carré de terrain de 0,80 m de côté avec une solution renfermant 8 g de MnO_4K dissous dans 4,5 litres d'eau. Le permanganate en solution diluée provoque la montée des Vers à la surface du sol où ils sont capturés. Chaque carré de terrain est ensuite retourné à la bêche, la plupart des *A. icterica* réagissant peu à l'emploi du permanganate. Sur les quatre herbages prospectés, trois ont toujours été à l'état de prairie naturelle. Les Linières, autrefois en labours, ont été converties en prairie en 1935 ; *A. icterica* y est très rare, absent dans quatre prélèvements sur six et il est possible que son absence soit en rapport avec les modifications entraînées par une longue période de labours (Saussey, 1956).

4. — **Cas des stations de Brix, Manche.**

Parmi les localités de l'intérieur de la presqu'île du Cotentin où *A. icterica* est particulièrement abondant, il faut citer la commune de Brix où deux stations (La Brûlette et La Lande) proches l'une de l'autre méritent une étude spéciale. On trouve là, en effet, sur des grès, des sols de type podzolique à gley caractérisés par leur extrême finesse, leur forte acidité et l'accumulation de la matière organique en surface. Les Lombriciens habitent l'horizon supérieur épais d'une quinzaine de centimètres, riche en débris organiques qui lui confèrent une teinte très foncée. Les résultats des analyses physique et chimique de

ces sols sont donnés dans le tableau 7 (les résultats sont exprimés en g pour mille de terre fine et sèche, les échantillons de sol ayant été prélevés le 7/9/61).

TABLEAU 6.

Dénombrement de Lombriciens effectué à Tollevast en 1955.

N° du prélèvement	Date	*A. icterica*	*A. terrestris* f. *typica* et f. *longa*	Espèces du genre *Lumbricus*	Total des Lombriciens
			Le Parc		
1	12/4/55	62	39	2	139
2	id.	55	19	5	90
3	id.	63	49	10	205
4	id.	109	41	10	237
5	id.	79	42	8	161
6	id.	111	53	6	211
			La Grande Prairie		
1	28/3/55	23	1	24	100
2	id.	14	0	26	79
3	id.	11	3	26	80
4	id.	8	6	6	57
5	id.	17	8	13	82
6	id.	9	1	6	92
			Les Linières		
1	15/4/55	0	11	10	106
2	id.	0	0	8	100
3	id.	0	6	9	95
4	16/4/55	0	9	10	117
5	id.	10	4	8	90
6	id.	30	0	6	111
			Le Dos d'Ane		
1	8/4/55	24	10	9	105
2	id.	46	5	16	146
3	id.	53	10	27	154
4	id.	50	2	14	125
5	id.	40	11	21	150
6	id.	34	1	26	124

Le pH de ces sols est le plus bas que j'ai enregistré en Normandie, il reste toujours inférieur à 5 : 4,58 en moyenne à La Brûlette (valeurs extrêmes : 4,30 et 4,90), 4,69 à La Lande (valeurs extrêmes : 4,60 et 4,78). La couverture végétale est spéciale, on y rencontre des plantes nettement silicicoles : *Ranunculus hederaceus* L., *Elodes palustris* Spach., *Trifolium arvense* L., *Lotus uliginosus* Schkr., *Carum verticillatum* Koch., *Anthemis nobilis* L., *Wahlenbergia hederacea* Rchb., *Scutellaria minor* L., *Anagallis tenella* L., *Carex oederi* Ehrb., *Pteris aquilina* L.

TABLEAU 7.

Analyse physique des sols de Brix.

	La Brûlette	La Lande
Taille des éléments :		
< 2 µ	120,0	92,5
2 à 20 µ	210,0	235,0
20 à 50 µ	492,3	502,7
50 à 100 µ	41,1	65,0
100 à 200 µ	29,9	18,0
200 à 500 µ	16,4	11,0
500 µ à 1 mm	7,0	2,0
1 à 2 mm	4,5	2,0
Matières organiques	78,0	71,8
Carbone organique	45,3	41,7
Azote total	4,81	2,25

Sur ce type de sol, la gamme d'espèces est réduite : *L. rubellus*, *A. chlorotica* (1) et *A. icterica* ; cette dernière est extrêmement abondante ; les individus récoltés dans les deux stations sont souvent d'une taille gigantesque et leur poids dépasse régulièrement celui des Vers provenant d'autres stations. Ces cas de gigantisme ne s'accompagnent jamais d'une élévation du nombre de segments qui reste comparable à celui d'individus appartenant à d'autres populations. Il est possible que la population de Brix constitue une race adaptée à un biotope tout à fait particulier, mais l'élévation de la taille est peut-être seulement en rapport avec la richesse du milieu en matières organiques. Un argument est en faveur de cette seconde hypothèse ; en effet, comme Avel l'a démontré (1929), la nutrition favorise le développement des caractères sexuels secondaires et j'ai constaté à Brix que le nombre d'individus porteurs d'un clitellum développé était toujours plus élevé qu'ailleurs : le 18/5/63, par exemple, sur 120 Lombriciens provenant de La Brûlette, 90 avaient un clitellum proéminent ; le même jour, à Tollevast, lieu habituel de mes récoltes, 45 individus seulement sur 150 portaient un clitellum bien développé.

Ce type de sol élimine donc la plupart des espèces communes dans la région : *A. terrestris* f. *typica* et *A. terrestris* f. *longa* ne peuvent habiter un pareil milieu, sans doute à cause de l'acidité. Guild (1951),

(1) Les *A. chlorotica* récoltés à Brix sont assez spéciaux. Il s'agit toujours d'individus non pigmentés, d'allure grêle, qui ne s'enroulent pas lorsqu'on les saisit (l'enroulement au toucher étant habituel chez cette espèce). *A. chlorotica*, considéré comme une espèce peu variable, est caractérisé par la disposition très particulière des crêtes de puberté qui ont la forme de trois pores situés sur des papilles proéminentes portées par les segments 31, 33 et 35. Les individus provenant de Brix présentent parfois une extension inhabituelle des crêtes de puberté qui comportent alors cinq pores.

dans une étude sur la répartition des Lombriciens d'Ecosse, a déjà noté l'absence d'*A. terrestris* f. *longa* dans les sols où le pH est compris entre 4,0 et 4,5. A Bingley (Grande Bretagne), Jefferson (1955) a également établi la très nette aversion d'*A. terrestris* f. *longa* pour les milieux fortement acides.

Il est intéressant de remarquer qu'à Brix, j'ai récolté de nombreux *A. terrestris* f. *longa* dans deux prairies, proches, l'une de La Brûlette, l'autre de La Lande. Le pH du sol de ces prairies a été mesuré ; sa valeur moyenne était de 5,20 dans un cas (extrêmes observés : 4,90 et 5,35), de 5,45 dans l'autre (extrêmes observés : 5,30 et 5,50).

A l'opposé des gros *Allolobophora terrestris, A. icterica* est répandu en abondance dans les deux stations de La Brûlette et de La Lande et le Lombricien y atteint une taille exceptionnelle, jamais observée ailleurs.

La distribution d'*A. icterica* dans le département de la Manche peut se résumer ainsi : le Lombricien est abondant dans les terres siliceuses acides à structure fine du nord de la presqu'île, plus particulièrement là où le taux de matières organiques du sol est élevé ; il est absent dans la zone côtière. Cette limitation peut être en rapport avec la texture souvent grossière des sols sableux proches de la mer. Il est également possible que le développement des cultures maraîchères, en bordure du littoral, soit un facteur de sa disparition. Il est cependant difficile de juger quelle peut être l'influence exacte de tel ou tel facteur du milieu sur la distribution de l'Oligochète. Comme l'a écrit Bodenheimer (1935) : « No final judgment can be reached, as to the importance of any one factor, until the whole environmental complex is taken into consideration, as well as the total of the reactions (morphological, physiological and behaviouristic) of the organism ».

Chapitre VI.

PARTICULARITÉS DU RÉGIME ALIMENTAIRE D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

La répartition des Lombriciens dépend aussi, sans aucun doute, de leur régime alimentaire.

Or, les connaissances actuelles sur l'alimentation des Lombriciens sont encore restreintes. Comme l'indique Avel (1959) : « Le régime est saprophage. Les Vers de terre mangent des débris organiques soit seuls (feuilles mortes, fumier, etc...), soit, le plus souvent, mélangés aux autres éléments du sol ».

La plupart des chercheurs se sont surtout préoccupés de trouver une alimentation convenable permettant la croissance des Vers dans leurs élevages. C'est à l'occasion de tels travaux qu'à pu être établie l'existence de préférences vis-à-vis des feuilles mortes de telle ou telle

espèce végétale. Il est bien établi, par exemple, que les feuilles du tilleul conviennent mieux aux Lombriciens que celles du marronnier ou du sycomore.

Le régime alimentaire des Vers, dans les conditions naturelles, reste mal connu. Un examen attentif du contenu des galeries est souvent révélateur ; en effet, certaines espèces comme *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa* ont l'habitude d'emmagasiner à faible profondeur les matériaux qu'elles ont pu récolter à la surface du sol au cours de la nuit. J'ai ainsi retiré fréquemment des galeries de ces gros Lombriciens des fragments de feuilles mortes et aussi des végétaux verts : feuilles de diverses graminées et, surtout, feuilles de trèfle pour lesquelles les Vers semblent manifester une prédilection marquée.

A l'opposé d'*A. terrestris* f. *typica* et f. *longa, A. icterica* sort rarement à la surface du sol et je n'ai jamais observé de débris végétaux accumulés dans les galeries de cette espèce ; pour mieux connaître son régime alimentaire j'ai effectué de multiples examens du contenu intestinal du jabot et du gésier. Les fragments d'origine végétale qui s'y trouvent, sont presque toujours des radicelles ou des débris de racines, dont l'identification est aisée, en raison de la présence de poils absorbants. Ces fragments de parties souterraines de plantes sont toujours noyés dans une forte quantité de terre.

Chez *A. icterica,* le poids du contenu intestinal est élevé. Je l'ai mesuré sur 40 individus à maturité sexuelle. Pesés par lots de 10 au moment de la récolte, les Vers sont placés pendant deux jours dans des cristallisoirs tapissés de papier filtre, en atmosphère saturée d'humidité. Au bout de quarante huit heures, j'enlève le papier filtre et le remplace par du linge fin convenablement humidifié, que les Lombriciens ne peuvent ni déchiqueter, ni ingérer ; trois jours après, les Vers ont complètement vidé leur tube digestif. Ils sont alors pesés à nouveau ; la différence entre les deux pesées, avant et après séjour des animaux en cristallisoir, donne une valeur assez exacte du poids du contenu intestinal. Pour les quatre lots de 10 individus chacun, le poids du contenu du tube digestif variait entre 23,8 % et 25,2 % du poids vif avec une valeur moyenne de 24,5 %. Le poids individuel d'*A. icterica* avoisinant un gramme, le quart de ce poids est imputable aux fragments d'origine organique et surtout minérale contenus dans le tube digestif.

J'ai comparé le contenu du jabot et du gésier chez *A. icterica* et chez *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa.* Deux différences sont apparues : les gros *Allolobophora* dévorent plus de feuilles ou de fragments de tiges que de racines ; la fraction végétale renfermée par leur tube digestif est enrobée dans une masse minérale moins importante que chez *A. icterica.*

J'ai tenté de préciser les différences du régime alimentaire en soumettant les déjections d'*A. icterica* et d'*A. terrestris* f. *typica* à des analyses et en comparent les valeurs obtenues à celles des sols où les Vers avaient été récoltés.

L'obtention des déjections rejetées par les Vers offrait certaines difficultés. J'ai opéré de la manière suivante : sur le lieu même de la récolte, les Lombriciens ont été rapidement lavés à l'eau distillée, puis placés par petits lots (10 *A. icterica* ou 6 *A. terrestris*) dans de grandes cuvettes garnies de feuilles minces de matière plastique ; l'atmosphère était maintenue à saturation au moyen d'une éponge imbibée d'eau distillée, placée dans un angle du récipient. Tous les deux jours, les déjections étaient récoltées et séchées à l'air. Pour avoir une indication précise sur la richesse du contenu intestinal en matières organiques, le taux d'azote a été mesuré par la méthode Kjeldahl. Les résultats (tableau 8) montrent que les déjections intesti-

TABLEAU 8.

*Dosages d'Azote total effectués sur les déjections d'*A. icterica, *d'*A. terrestris *f.* typica *et d'*A. caliginosa *f.* typica *et sur des échantillons de sol provenant du lieu de récolte des Lombriciens.*

Lieu et date de récolte	Origine de l'échantillon analysé	Azote total exprimé en g %
Tollevast 1/6/59	*A. icterica*	0,410
id.	Sol (0 à 10 cm)	0,322
id.	Sol (10 à 20 cm)	0,239
Tollevast 7/1/60	*A. icterica*	0,245
id.	*A. terrestris* f. *typica*	0,371
id.	Sol (0 à 10 cm)	0,171
Tollevast 15/2/60	*A. icterica*	0,318
id.	*A. terrestris* f. *typica*	0,552
id.	Sol (0 à 10 cm)	0,220
Tollevast 27/2/60	*A. icterica*	0,304
id.	*A. terrestris* f. *typica*	0,497
id.	Sol (0 à 10 cm)	0,217
Brix 20/3/60	*A. icterica*	0,409
id.	*A. caliginosa* f. *typica*	0,497
id.	Sol (0 à 10 cm)	0,280

nales des Lombriciens renferment un taux d'azote total nettement supérieur à celui du sol où ils vivent ; ils sont en accord avec ceux de Puh (1941) et de Lunt et Jacobson (1944). Une différence sensible apparaît entre les valeurs obtenues chez *A. icterica, A. terrestris* ou *A. caliginosa.* Cet écart provient des matériaux ingérés par les Vers ; *A. icterica* a un régime alimentaire plus chargé en éléments minéraux qu'*A. terrestris* ou *A. caliginosa.* Le fait, déjà constaté à l'examen du contenu du tube digestif, a pu être évalué d'une manière précise. Pour cette évaluation quantitative, j'ai récolté, du 2 au 6 mars 1959, les déjections de 18 *A. terrestris* f. *typica* et de 30 *A. icterica.* L'en-

semble a été séché à l'étuve à 110° C jusqu'à l'obtention d'un poids constant, puis analysé. Les résultats, exprimés en g %, sont donnés dans le tableau 9.

TABLEAU 9.

*Composition chimique des déjections d'*A. icterica *et d'*A. terrestris *f.* typica.

	A. icterica	*A. terrestris* f. *typica*
Résidu siliceux.....	87,61	79,89
Fer et Alumine.....	4,79	4,28
Chaux (en CaO).....	0,48	0,39
Matières organiques.....	7,10	15,42

Les déjections d'*A. icterica* renferment un résidu siliceux beaucoup plus important que celles d'*A. terrestris* f. *typica*. On trouve ici l'indication précise d'un contenu intestinal plus riche en éléments minéraux, ce que reflète également la teneur en fer et alumine. Dans le cas d'*A. icterica*, le taux de matières organiques atteint à peine la moitié de celui d'*A. terrestris* f. *typica*.

Dans un travail sur les Lombriciens de l'Etat du Maine (U.S.A.), Gates (1961) a considéré que les différentes espèces pouvaient être classées en trois groupes : « geophagous », « limiphagous or limicolous » et « litter feeding ». Dans le premier groupe, celui des « mangeurs de terre », Gates place *A. chlorotica*, *A. terrestris* f. *longa*, *A. tuberculata* Eisen, *A. turgida* Eisen, *A. rosea*, *L. terrestris*, *O. cyaneum* et *O. lacteum* ; le régime alimentaire d'*A. icterica* affirme son appartenance à cette catégorie. On doit considérer qu'*A. icterica*, espèce primitive, trouve une partie de son alimentation dans la matière organique plus ou moins transformée et intimement mêlée aux éléments minéraux du sol ; il est d'ailleurs possible que la curieuse distribution géographique de cette espèce soit en rapport avec son régime alimentaire particulier.

Chapitre VII.

LA TENEUR EN EAU D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

Il m'a paru nécessaire de mentionner, dans cette partie consacrée à l'écologie, quelques données se rapportant à la teneur en eau d'*A. icterica* ; ces données sont en effet indispensables pour définir les phases d'immobilité propres aux *Lumbricidae*, qui vont faire l'objet des chapitres suivants.

Les teneurs en eau des Lombriciens ont des valeurs assez voisines d'une espèce à une autre. Après un jeûne de quelques jours destiné à assurer la vacuité du tube digestif, Schmidt et Stchepkina

(1917) ont trouvé que les tissus renferment 82,8 % d'eau chez des *Allolobophora* dont l'espèce n'est pas précisée. Schmidt indique, en 1918, le taux de 84,1 % chez *A. foetida* (Sav.) (= *E. foetida*). Durchon et Lafon (1951) notent un taux un peu inférieur pour *L. terrestris* : 81,3 %. Michon (1954) a mesuré les teneurs en eau de cinq espèces appartenant au genre *Allolobophora*, mais ses mesures ont été faites sur des Lombriciens dont le tube digestif n'était pas vide : il a obtenu des taux s'échelonnant entre 77,9 % et 83,1 %, donc parfois inférieurs à ceux que mentionnent les autres auteurs ; cet écart peut être attribué à la terre contenue dans le tuge digestif. D'après Grant (1955), la teneur en eau de l'organisme s'élève à 85 % chez *A. caliginosa* quand le tube digestif est débarrassé de son contenu. Roots (1956) a trouvé respectivement 84,8 % et 80 % d'eau chez *L. terrestris* et *A. chlorotica*.

Dans le cas d'*A. icterica*, j'ai d'abord mesuré la teneur en eau d'individus adultes, desséchés aussitôt après la récolte, alors que leur tube digestif était encore plein de terre. Les animaux, soigneusement débarrassés des particules minérales pouvant adhérer à l'épiderme, ont été répartis par lots de dix ; après pesée, les lots ont été déshydratés à l'étuve à 103° C jusqu'à obtention d'un poids constant. Pour huit lots de dix animaux chacun, la teneur en eau, par rapport au poids vif, a atteint des valeurs comprises entre 73,1 % et 75,4 % correspondant à un taux moyen de 74,2 %.

J'ai également effectué des mesures sur des *A. icterica* dont le tube digestif avait été vidé de son contenu. A cet effet, les Vers séjournent d'abord pendant quarante huit heures sur du papier filtre humide ; ils sont alors maintenus trois jours dans des cristallisoirs tapissés de linge fin, en atmosphère saturée d'humidité. Au bout de cinq jours, le tube digestif est parfaitement débarrassé de la terre et du papier filtre qu'il contenait. 160 animaux ont été desséchés à l'étuve à 103° C, par lots de dix ; les pertes de poids, correspondant aux teneurs en eau, variaient, suivant les lots, de 83,9 % à 84,9 %. La moyenne de ces différentes valeurs s'établit à 84,4 % ; elle apparaît ainsi tout à fait comparable aux moyennes indiquées par les auteurs précédents. Il existe donc un écart considérable (10,2 %) entre les valeurs obtenues dans les cas où le tube digestif est plein (74,2 %) ou, au contraire, vide (84,4 %). Le contenu intestinal est bien responsable de cette différence, car, contrairement à Michon (1954), je pense que la terre ingérée par les Vers contient moins d'eau que leurs tissus.

Il est d'ailleurs facile de le vérifier : supposons un lot d'*A. icterica* pesant 100 g au moment de la récolte ; le poids du contenu intestinal (comme je l'ai établi précédemment) s'élève à 24,5 g et celui des tissus (obtenu par différence) à 75,5 g. Les tissus des Vers renfermant 84,5 % d'eau, dans le cas présent, ils en contiennent 63,7 g. Au moment de la récolte, le lot d'*A. icterica* pesant 100 g contient 74,2 g d'eau. Le poids d'eau présent dans le contenu intestinal s'élève donc à 74,2 — 63,7 = 10,5 g. Les 24,5 g de contenu intestinal comportant 10,5 g d'eau, la teneur en eau de 100 g de matériaux ingérés

par des *A. icterica* atteint 43 g. La valeur de 43 % ainsi obtenue est voisine de celle indiquée par Maluf (1939) chez *L. terrestris* et par de Puytorac et Mauret (1956) chez *Allolobophora savignyi* Guerne et Horst.

Le contenu intestinal est donc bien responsable de l'écart observé entre les deux séries de mesures pratiquées, l'une sur des *A. icterica* dont le tube digestif était plein, l'autre sur des Vers dont l'intestin avait été vidé au préalable.

En effectuant des sections transversales à différents niveaux du corps et en analysant la teneur en eau des fractions antérieure et postérieure, il apparaît que, chez *A. icterica,* la teneur en eau des tissus croît suivant un gradient antéro-postérieur. 40 Vers, soumis à un jeûne de cinq jours, ont été sectionnés au niveau de l'intersegment 60/61. La teneur moyenne en eau des régions antérieures était de 81,4 %, celle des régions postérieures atteignant 86,7 %. Une section pratiquée à un niveau plus postérieur a précisé encore cette différence : sur 60 Vers amputés au milieu de la région post-clitellienne, le taux moyen de l'eau était de 82,3 % dans le tronçon antérieur et de 87,8 % dans la région caudale. Ces résultats sont en accord avec les connaissances déjà acquises pour d'autres Oligochètes. Kopenhaver (1937) avait déjà indiqué que, chez *A. caliginosa* et *L. terrestris,* la teneur en eau de la paroi du corps s'élevait faiblement suivant un gradient antéro-postérieur. Suivant Tandan (1951), il en est de même chez *Pheretima posthuma* (L. Vaill.) et *Lampito mauritii* Kinberg. En 1952, Tandan a démontré que les variations de la teneur en eau sont très importantes au niveau de l'intestin alors qu'elles restent faibles au niveau de la paroi du corps : il y a 11,09 % d'écart entre les valeurs obtenues pour les moitiés antérieure et postérieure de l'intestin chez *P. posthuma.* Tandan tente d'expliquer cette différence en comparant la structure des régions antérieure et postérieure de l'intestin : la première, essentiellement sécrétrice, aurait tendance à céder de l'eau au contenu intestinal ; la seconde, au contraire, absorberait l'eau des substances circulant dans la lumière du tube digestif. A l'appui de cette hypothèse, il souligne que le contenu intestinal est toujours plus fluide dans la région antérieure de l'intestin que dans la partie postérieure, ce qui a été confirmé depuis par de Puytorac et Mauret (1956).

TROISIÈME PARTIE.

LA SUSPENSION DE L'ACTIVITÉ CHEZ *ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

Au cours de leur développement post-embryonnaire, de nombreuses espèces d'Oligochètes traversent des périodes d'immobilité. Si l'existence de ces périodes d'apparente léthargie a été bien établie par de multiples observations, leur déterminisme et leur signification ont suscité des hypothèses diverses et restent actuellement très discutés, en particulier pour les représentants des *Lumbricidae*.

Chapitre VIII.

HISTORIQUE.

A. — Cas des Oligochètes limicoles.

Divers Oligochètes limicoles sont susceptibles de s'enkyster ; les Vers sont alors enroulés dans une capsule de mucus durci dont la formation a été bien étudiée par Herlant-Meewis (1950, 1951). L'enkystement paraît bien répondre à des conditions climatiques défavorables ; *il survient tantôt en hiver* : chez *Aeolosoma hemprichi* Ehrbg., Beddard (1892) a été le premier à signaler des cas d'enkystement ; il les attribue aux effets du froid (en liaison avec la carence alimentaire qui se réalise à cette saison). Les kystes d'*A. hemprichi* ont également été observés par Vejdovsky en 1892 ; l'auteur rejette l'influence de facteurs climatiques et pense que ce stade de repos succède à une longue période de multiplication asexuée. Dehorne (1916) établit un rapport entre l'enkystement des *Aeolosomatidae* et la sexualité : « Il répondrait plutôt, comme chez les Lombrics, à une phase de repos après la période génitale ». Les observations de Beddard trouvent cependant une confirmation expérimentale dans les travaux d'Herlant-Meewis (1950, 1951) : « Les Oligochètes limicoles de la famille des *Aeolosomatidae, Aeolosoma hemprichi* et *Aeolosoma variegatum* sont susceptibles de s'enkyster.

Dans la nature au Canada, ce phénomène se produit au début de l'hiver, il permet à l'animal de résister au froid : c'est un processus d'hibernation et non une phase de repos faisant suite à une activité sexuée ou asexuée intense.

L'enkystement peut être provoqué expérimentalement en plaçant des vers particulièrement bien nourris à une température d'environ 6° C... Lorsque les kystes sont soumis à une température de 20° C, les vers activent leur motilité... A un certain moment le kyste se rompt, le ver en sort et reprend immédiatement sa croissance... ».

L'enkystement survient aussi en été et constitue alors un processus de résistance à la dessiccation, fréquent chez les *Lumbriculidae*. Bretscher (1902) l'a observé chez *Psammoryctes plicatus* (Randolph) et *Lumbriculus variegatus* (Müll.). Le retour des Vers à la vie active se produit après une réhydratation des kystes. Mrazek (1913) découvre un comportement identique chez *Claparedilla* Vejd. : les Vers peuvent résister au moins cinq mois à la dessiccation à l'intérieur des kystes où ils poursuivent leur multiplication asexuée ; les kystes sont tantôt isolés, tantôt groupés. Au cours de l'été 1921, marqué par une sécheresse exceptionnelle, Stephenson (1922) a examiné des *L. variegatus* enkystés et pour la plupart en régénération ; placés dans l'eau, les Vers sortaient des kystes au bout d'un quart d'heure minimum.

Selon Cernosvitov (1927), *Tubifex tubifex* (Müll.) résisterait aussi à la dessiccation en s'enkystant. Chez les Oligochètes limicoles, l'enkystement, qu'il soit hivernal ou estival, représente donc surtout un mode de résistance de l'organisme répondant aux variations excessives du milieu : baisse de la température en hiver ou sécheresse en été.

B. — Cas des Oligochètes terricoles.

La léthargie des Oligochètes terricoles n'est pas identique à celle des limicoles ; ceci peut s'expliquer, en partie, par la différence de leurs habitats respectifs. Les Vers de terre s'enroulent à l'intérieur d'une logette creusée dans le sol ; les parois de cette cavité sont cependant enduites d'une mince pellicule muqueuse qui rappelle la capsule kystique sécrétée par les limicoles.

Les chercheurs qui ont tenté d'élucider le déterminisme des périodes d'immobilité penchent, les uns pour une régulation purement interne, les autres pour une action de facteurs externes (humidité, température, alimentation). Certains, enfin, ont établi un compromis entre ces deux courants d'opinions et pensent à une action conjuguée de causes endo- et exogènes.

1. — Partisans d'une régulation interne.

Vejdovsky (1890, 1892) a été le premier à mentionner le comportement très particulier (enroulement et immobilité) des *Lumbricidae* ; il n'a jamais observé d'enroulement chez les Vers jeunes et immatures.

Seuls, les animaux adultes, qui ont pondu de nombreux cocons, s'enroulent. Pour Vejdovsky, le stade de repos des Vers de terre conduit à la régénération des glandes génitales épuisées par la ponte.

Avel (1928, 1929) a élevé au Laboratoire *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa*. En présence d'un milieu stable, favorable à l'activité des Vers, il a constaté l'installation d'une *diapause* régulière chaque année, à la fin du printemps ou au début de l'été. « Il ne s'agit certainement pas d'une réponse aux grands facteurs du milieu (humidité, température, nutrition), ni d'une immobilité due à un épuisement des glandes génitales, mais d'une véritable *diapause*, analogue à celle qu'on observe chez beaucoup d'insectes, et qui paraît relever de causes internes... ». Avel ajoute : « Je n'ai pas encore fait d'expérience sur la dessiccation, mais il m'est arrivé d'oublier dans un coin du Laboratoire des pots contenant des vers destinés à être jetés. Lorsque la terre avait atteint un certain degré de sécheresse, je retrouvais tous les vers d'un même récipient groupés en un peloton serré, mais jamais enroulés isolément comme dans la nature en été ou dans mes pots humides. Les animaux ainsi déshydratés, remis sur de la terre humide, redevenaient immédiatement actifs sans s'enrouler ».

Kollmansperger (1955) penche lui aussi pour une régulation interne de l'enroulement. Il estime que chez quelques Lombriciens il existe bien un vrai rythme endogène, une alternance innée de périodes d'activité et de repos.

2. — **Partisans de l'action du milieu.**

Harms (1912) a constaté qu'une élévation sensible de la température provoque l'enroulement des Lombriciens en élevage, en dépit du maintien d'une humidité permettant leur activité. Korschelt, dont les publications s'échelonnent de 1914 à 1925, a pensé à l'influence d'une dessiccation du milieu d'élevage ; les Vers s'enroulent quand le sol se dessèche pour reprendre leur activité quand le milieu se réhydrate.

La principale étude expérimentale de la diapause des *Lumbricidae* a été effectuée par Michon de 1949 à 1954. Chez plusieurs espèces du genre *Allolobophora* : *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa*, *A. chlorotica*, *A. caliginosa* f. *typica* et f. *trapezoides*, la diapause « ne se manifeste jamais lorsque le milieu est saturé d'humidité en permanence ; d'autre part, elle s'installe chez certains Lumbriciens lorsque la terre qui les contient subit une dessiccation lente et ménagée... une fois l'état bien installé, les modifications de milieu sont inefficaces. Les variations d'humidité sont incapables... de ramener les animaux à leur état antérieur ». Michon fait les mêmes remarques qu'Avel au sujet des effets de la dessiccation rapide et complète du milieu d'élevage : « J'ai placé des animaux dans de la terre non plus saturée d'humidité ni totalement desséchée, mais à peine humide. La faible quantité d'eau du milieu disparaît très rapidement à l'étuve sans arrosage. La dessiccation, au lieu de se réaliser très progressivement par paliers, s'effectue alors beaucoup plus rapidement. Les animaux

se trouvent placés assez brusquement, sans transitions, dans un milieu ne contenant plus l'eau qui leur est indispensable. Leur réaction est alors particulière : ils se rassemblent dans chaque récipient et s'entortillent en un peloton plus ou moins serré... L'entortillement des vers de terre en un paquet unique n'a rien de commun avec leur enroulement un par un dans une logette de terre. Il faut y voir la manifestation d'un phénomène spécial, consistant en une déshydratation plus ou moins poussée des organismes et que l'on peut désigner sous le nom d'*anabiose*, ou mieux d'*anhydrobiose* ».

La diapause n'est pas l'apanage des *Lumbricidae* ; un comportement identique et facultatif, lié aux variations du milieu, a été mentionné par Gates (1941, 1948) chez plusieurs représentants des *Megascolecidae* (*Perionyx sansibaricus* Mich., *Lampito mauritii* Kinberg) et des *Glossoscolecidae*.

3. — **Partisans de causes externes et internes provoquant la diapause.**

Omodeo (1948) a comparé le comportement des Lombriciens à celui des insectes étudiés par Roubaud (1922) ; il distingue des espèces à diapause obligatoire (espèces hétérodynames) dont la diapause est induite par des facteurs endogènes et des espèces à diapause facultative (espèces homodynames) chez lesquelles l'enroulement exprime une réponse à des conditions ambiantes défavorables.

Le point de vue d'Omodeo a été critiqué par Michon (1954) qui n'admet pas « l'existence de deux sortes de diapauses ayant pour cause, l'une un stimulus endogène, l'autre des stimuli ambiants ».

Boulot et Gallissian (1960) ont étudié la diapause d'*Eophila dollfusi* Tétry. S'ils ont noté dans leurs élevages une diapause printanière spontanée indépendante des facteurs externes (ce qui est en accord avec les vues d'Avel), la diapause peut aussi être provoquée à volonté par dessiccation du milieu d'élevage (ce qui est conforme à l'opinion de Michon).

De toutes façons, en raison des contradictions qu'il peut y avoir apparemment entre les opinions des différents auteurs, il semble que les Oligochètes peuvent présenter suivant leur rang systématique des phénomènes d'immobilité qui ne ressortent pas tous d'une interprétation univoque. Il me paraît donc indispensable, de façon à bien savoir de quoi il est question, de rappeler les définitions des deux termes de diapause et de quiescence qu'Avel a employés récemment (1959) pour exprimer la suspension d'activité chez les *Lumbricidae*.

C. — Définition des états d'immobilité chez les *Lumbricidae*.

Classiquement, si l'on met à part les états d'enkystement propres aux Oligochètes limicoles, on reconnaît chez les terricoles et plus particulièrement chez les *Lumbricidae* deux états d'immobilité : la diapause et la quiescence, qui se distinguent l'un de l'autre par des critères bien précis,

1. — La diapause.

La diapause peut apparaître de façon spontanée dans un milieu stable (Avel, 1928, 1929), (Boulot et Gallissian, 1960) ; elle survient également à la suite d'une dessiccation lente et ménagée du milieu d'élevage (Michon, 1949, 1954), (Boulot et Gallissian, 1960). Les Vers vident leur tube digestif et s'enroulent, *toujours isolément*, en un peloton serré à l'intérieur d'une petite cavité creusée dans le sol. Les parois de la logette abritant l'animal immobile sont enduites d'une mince couche de mucus. Les Lombriciens en diapause sont décolorés ; les caractères sexuels somatiques des individus adultes régressent rapidement, l'appareil génital subissant lui-même une involution marquée. Pendant la phase diapausique, la teneur en eau des Vers reste normale (ce qui élimine, de manière absolue, toute possibilité d'anhydrobiose). Selon Michon (1954), le poids des animaux enroulés accuse une baisse sensible : « D'une manière générale, *l'animal en diapause perd la moitié du poids* qui était le sien au moment de l'installation du phénomène ». Il faut toutefois bien préciser que cette perte de poids est sans aucun rapport avec la teneur en eau des Vers, qui reste inchangée au cours de la diapause ; elle est donc uniquement imputable à l'amaigrissement causé par le jeûne total auquel sont soumis les animaux pendant la phase d'immobilité. La rupture de la diapause ne peut être provoquée de façon artificielle par hydratation du milieu ou par excitation mécanique des Vers ; elle survient spontanément au bout d'un délai variable (un à deux mois) suivant les espèces. Loin d'être un stade de repos complet, la diapause s'accompagne de propriétés physiologiques remarquables découvertes par Abeloos et Avel (1928) : « la faculté de régénérer la queue apparaît et disparaît périodiquement, suivant un rythme annuel réglé sur le cycle de la diapause, et qui semble dépendre de conditions purement internes ». La limitation de la régénération caudale à la période de diapause a amené Michon à assimiler l'état d'immobilité obtenu par dessiccation du milieu d'élevage à la diapause spontanée décrite par Abeloos et Avel : « Si cette diapause est exactement celle qu'ont étudiée les auteurs ci-dessus, elle doit permettre la régénération chez des animaux amputés de leur extrémité postérieure. Or c'est exactement ce qui a lieu : lorsque je soumets à la dessiccation progressive des individus dont la région terminale du corps a été sectionnée, à différents niveaux, je provoque à la fois la diapause et la régénération de la partie amputée chez les cinq formes du genre *Allolobophora*. Aucune d'elles ne régénère la partie postérieure du corps en dehors de la diapause ».

Il faut enfin préciser que la diapause n'est pas un phénomène général chez les *Lumbricidae* ; elle est propre à certaines espèces (des genres *Allolobophora* et *Eophila* en particulier).

2. — La quiescence.

La quiescence est commune à tous les Lombriciens ; elle résulte d'une dessiccation rapide et poussée du milieu ; dans ces conditions,

les Vers se rassemblent, formant des pelotons plus ou moins serrés et entrent dans un état de torpeur. La quiescence s'accompagne d'une forte anhydrobiose. Schmidt (1918) a été le premier auteur à étudier expérimentalement les modalités de l'anhydrobiose chez *Eisenia foetida* ; il a placé les Vers dans un dessiccateur contenant du chlorure de calcium. Au bout de 24 heures, les *Eisenia* avaient perdu 61,6 % de leur poids, ce qui correspondrait à une disparition proche de 73 % de l'eau contenue dans l'organisme. Les Vers ainsi desséchés sont inertes, leur taille se réduit de moitié. Une teinte brun noirâtre se substitue à la coloration rougeâtre habituelle. Placés sur du papier filtre humide, les animaux retrouvent rapidement leur motilité. Roots (1956) a retrouvé chez *L. terrestris* et *A. chlorotica* des valeurs voisines de celles obtenues par Schmidt : *L. terrestris* et *A. chlorotica* perdent 60 % du poids vif (ce qui représente respectivement environ 70 % et 75 % de l'eau présente dans l'organisme) sans que la dessiccation ait une issue fatale. Michon (1954) indique que les états d'anhydrobiose peuvent réduire la teneur en eau à des taux variant de 22,7 % à 26,7 % suivant les espèces du genre *Allolobophora*. Le poids des Lombriciens quiescents subit ainsi une baisse considérable. Quand l'anhydrobiose ne dépasse pas certaines limites, la quiescence est aisément réversible. Selon Michon (1954) : « Il suffit de placer les vers de terre, même fortement desséchés, d'abord sur un matelas de papier filtre saturé d'eau dans une boîte de Pétri, puis dans leur milieu d'élevage normal convenablement arrosé. Ils se réhydratent, reprennent leur aspect, leur volume, leurs poids normaux et leur activité habituelle... On peut mettre fin ainsi à l'anhydrobiose à tout moment, en rétablissant les conditions normales d'humidité. Il s'agit d'un état ne dépendant que des variations d'un facteur du milieu ». Enfin, et c'est là un détail extrêmement important, la quiescence ne s'accompagne jamais de la régénération des segments disparus dans la région caudale.

En résumé, comme le dit Avel (1959), « Il existe donc chez les Lumbricidae deux types différents de léthargie. Une *quiescence*, provoquée par la variation importante d'un facteur du milieu, le plus souvent une forte dessiccation de la terre. La quiescence accompagnant l'anhydrobiose est immédiatement réversible par absorption d'eau. Elle est commune à toutes les espèces. La seconde forme est une *diapause* véritable, *facultative*, durant 1 à 2 mois et se terminant par un réveil spontané. Elle est limitée à quelques espèces ».

Cependant il existe des situations qui, tout en se rattachant globalement à l'un ou l'autre des phénomènes que nous venons d'étudier, s'en différencient par des points d'une importance biologique incontestable. Les *A. icterica* fournissent un exemple d'une telle situation : comme nous allons le voir, l'état d'immobilité de cette espèce présente la plupart des caractères de la diapause vraie signalée par Avel et Michon, mais s'en écarte par la possibilité d'un réveil suscité par le retour à des conditions ambiantes normales ; c'est pourquoi, je propose de désigner sous le nom de *para-diapause* l'état d'immobilité observé chez *A. icterica*.

Nous verrons ultérieurement que la suspension d'activité peut aussi être provoquée de manière chirurgicale par ablation des centres nerveux antérieurs ; l'état ainsi obtenu, bien que tout à fait comparable à la diapause observée dans les conditions naturelles, doit en être distingué en raison de son origine ; aussi ai-je employé pour le désigner le terme de *pseudo-diapause*.

Chapitre IX.

LA PARA-DIAPAUSE D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

La para-diapause estivale des *A. icterica* bas-normands est facultative et conditionnée par les variations de l'humidité du milieu. Dans la nature ou en élevage, la dessiccation de la terre provoque régulièrement l'enroulement des Lombriciens.

Sur des milliers d'*A. icterica* récoltés immobiles dans les conditions naturelles à Tollevast, Manche, je n'ai observé que deux fois deux individus occupant la même loge. Je retrouve chez *A. icterica* un des critères de la diapause vraie, formulés par Michon : *les Vers s'enroulent toujours isolément.*

Dans la nature, on relève une nette zonation des niveaux d'enroulement qui est manifestement en relation avec la taille des individus. La réaction des Vers à la dessiccation du sol diffère suivant leur âge : les *A. icterica* en phase clitellaire s'enfoncent plus rapidement et plus profondément que les animaux jeunes et immatures ; les Lombriciens adultes, porteurs de caractères sexuels secondaires développés, descendent facilement jusqu'à 60 cm de profondeur tandis que les jeunes ne dépassent guère 40 cm.

Les *A. icterica* s'enroulent à l'intérieur d'une logette creusée dans le sol (Pl. IV, 1), dont les parois sont enduites d'une mince pellicule muqueuse ; la terre qui provient de la cavité est refoulée et tassée dans la galerie d'accès qui se trouve ainsi plus ou moins parfaitement obturée. L'enroulement, qui varie légèrement d'un individu à un autre, se fait suivant un mode compliqué et peut comporter de véritables nœuds ; l'animal forme toujours un peloton très serré à l'intérieur duquel le prostomium est proche du pygidium (Pl. IV, 3, 4). Dans la nature, les *A. icterica* en para-diapause sont fréquemment entourés par un feutrage de radicelles qui se sont développées au contact des Vers, simulant un véritable cocon (Pl. IV, 2). Cet enveloppement des Lombriciens immobiles par un réseau radiculaire a aussi été observé dans le cas des *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa*. Au moment de la rupture de la para-diapause, *A. icterica* dégage la galerie d'accès de la terre qui l'obture et refoule celle-ci dans la cavité qu'il vient de quitter (Pl. IV, 5).

Cependant, l'enroulement individuel n'est pas le seul critère qui différencie la diapause de la quiescence ; un autre, non moins important, est constitué par la teneur en eau des Vers enroulés. Pour mesu-

rer cette teneur, j'ai placé 100 *A. icterica* adultes (récoltés enroulés dans les conditions naturelles le 2/7/61) par lots de 10 dans des vases à peser. Les lots ont été déshydratés à l'étuve à 103° C jusqu'à obtention d'un poids constant. Les pertes de poids correspondant à la teneur en eau ont varié entre 82,2 % et 83,7 %, leur valeur moyenne s'établissant à 83 %.

La teneur en eau des *A. icterica* enroulés est ainsi à peine inférieure à celle d'individus actifs, qui atteint le taux moyen de 84,4 % lorsque le tube digestif des Vers est débarrassé de son contenu.

Michon (1954) indique pour les Lombriciens en diapause une teneur en eau supérieure à celle d'animaux en activité. Comme je l'ai montré précédemment, cette différence semble imputable à la terre contenue dans le tube digestif des Vers actifs, qui est plus pauvre en eau que les tissus de l'animal.

J'ai renouvelé les mesures de la teneur en eau sur des *A. icterica* dont l'enroulement avait été provoqué expérimentalement par dessiccation lente et ménagée du milieu d'élevage ; les résultats sont tout à fait comparables à ceux que je viens d'indiquer. La teneur en eau des individus enroulés est donc identique à celle des Lombriciens en diapause ; elle élimine, *de manière absolue*, toute éventualité d'anhydrobiose.

J'ai aussi vérifié, à maintes reprises, l'état du tractus intestinal des *A. icterica* en para-diapause : sur tout son parcours, le tube digestif est vide ; les animaux enroulés sont bien soumis à un jeûne total.

Chez *A. icterica*, la période d'immobilité détermine un arrêt de la reproduction ; les caractères sexuels externes régressent et la localisation du clitellum ne se signale plus que par une teinte plus foncée de l'épiderme à son niveau.

Enfin, l'enroulement d'*A. icterica* s'accompagne bien (dans des cas qui seront étudiés en détail au chapitre traitant de la régénération postérieure) du développement réparateur des segments disparus dans la région caudale.

L'état de para-diapause propre à *A. icterica* offre ainsi les principales caractéristiques de la diapause vraie : enroulement individuel, maintien de la teneur en eau des Vers au même taux qu'en phase active, vacuité du tube digestif, arrêt de la reproduction, apparition (dans certains cas) du pouvoir régénérateur. Il s'en distingue cependant par la manière dont il se termine ; la diapause vraie prend fin spontanément au bout d'un délai donné, commandé par un rythme interne. La durée de la para-diapause, au contraire, est déterminée par un facteur externe : l'humidité du milieu ; sa réhydratation peut, à tout moment, provoquer le réveil des *A. icterica* et leur retour à la vie active. Les seuls animaux qui échappent à cette règle sont les individus en voie de régénération caudale, dont le cas fera l'objet d'une étude spéciale.

La rupture de la para-diapause d'*A. icterica* méritait un examen tout particulier qui a été réalisé dans les conditions naturelles et expérimentales ; j'en exposerai maintenant les conclusions essentielles.

A. — Observations dans les conditions naturelles.

Le comportement d'*A. icterica* dans les conditions naturelles a été étudié à Tollevast, Manche, dans une prairie où l'espèce est particulièrement abondante, au cours des étés 1956, 1959, 1961 et 1962.

En 1956, la teneur en eau de la terre a été mesurée toutes les semaines, d'abord à une profondeur de 20 cm aussi longtemps que les Lombriciens se sont maintenus proches de la surface du sol, puis à 20, 40 et 60 cm au moment où ils se sont enfoncés (fig. 4).

Parallèlement, la température a été relevée (le matin à 9 h.) à 10, 20, 40 et 60 cm de profondeur.

Les déplacements d'*A. icterica* apparaissent étroitement liés aux variations de la teneur en eau des sols :

Le 14 Mai, tous les Vers étaient actifs dans les vingt premiers centimètres (que j'appellerai horizon superficiel).

Le 21 Mai, l'humidité du sol diminuant rapidement, *A. icterica* s'est enfoncé et a gagné l'horizon moyen (compris entre vingt et quarante centimètres de profondeur).

Le 28 Mai, la déshydratation du sol se poursuit et l'ensemble des *A. icterica* a quitté l'horizon superficiel ; les Vers se maintiennent en activité dans les horizons moyen et profond (ce dernier situé entre quarante et soixante centimètres).

Le 4 Juin, des individus sont récoltés enroulés dans les horizons moyen et profond.

Le 11 Juin, des pluies répétées ont réhydraté la surface du sol et tous les *A. icterica* ont regagné rapidement l'horizon superficiel ; *les individus enroulés ont repris leur activité.*

Le 18 Juin, pas de changement par rapport à la semaine précédente.

Le 25 Juin, nouveau déplacement d'*A. icterica* vers la profondeur ; environ un tiers des Lombriciens a émigré dans l'horizon moyen, les autres se maintenant encore dans l'horizon superficiel.

Le 2 Juillet, aucun Oligochète n'est récolté dans les vingt premiers centimètres ; un tiers des *A. icterica* est enroulé aux niveaux moyen et profond.

Les 9 et 16 Juillet, cet état reste sensiblement stationnaire.

Le 23 Juillet, tous les *A. icterica* ont repris leur activité dans l'horizon superficiel.

Le 30 Juillet, à la suite d'une nouvelle déshydratation du sol, *A. icterica* s'est enfoncé, mais il n'y a pas eu d'enroulement.

A partir du 6 Août, la teneur en eau du sol remonte graduellement ; cette réhydratation du milieu entraîne le retour des Lombriciens à proximité de la surface.

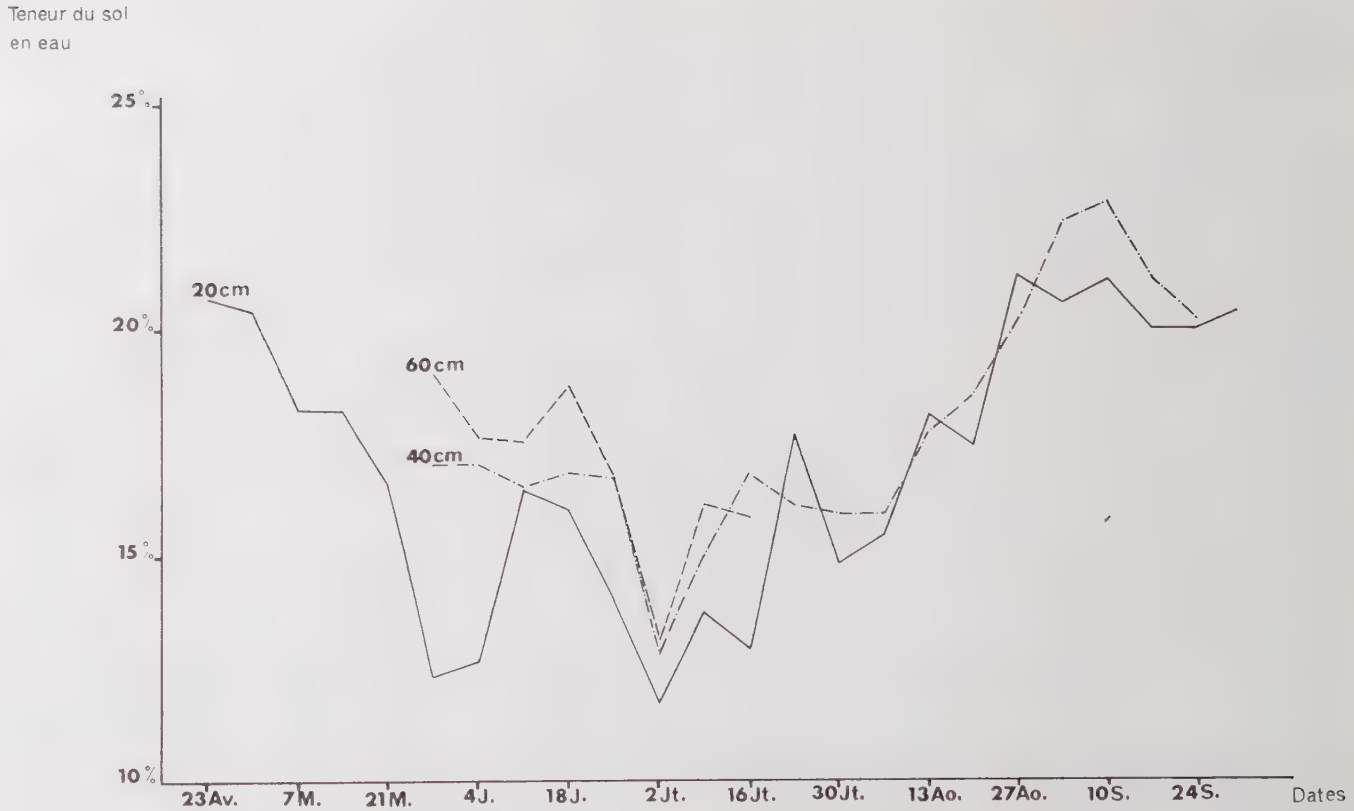


FIG. 4. — Variations de la teneur du sol en eau au cours du printemps et de l'été 1956.

Du 21 Mai au 6 Août, la température du sol a oscillé entre 14°C et 19,9°C à 10 cm de profondeur, entre 13,5°C et 19,8°C à 20 cm, entre 13,6°C et 18,5°C à 40 cm, entre 13,6°C et 17,4°C à 60 cm. Les températures minima ont été relevées le 11 Juin pour tous les niveaux considérés.

Au cours de ce même été 1956, le comportement des *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa* fréquents dans la même prairie, a été bien différent ; entrés en diapause aux environs du 21 Mai, les *A. terrestris* n'ont pas été affectés par les variations du milieu. La rupture de leur diapause est intervenue au bout de deux mois, vers le 23 Juillet.

En 1959, l'été et le début de l'automne ont été exceptionnellement secs en Basse-Normandie. *A. icterica* a amorcé un mouvement de descente vers les couches profondes du sol dès les premiers jours de Juin et la totalité des individus se rapportant à cette espèce s'est enroulée entre la mi-Juin et le début de Juillet. Entre Juillet et Octobre, j'ai récolté à huit reprises des *A. icterica* enroulés au même endroit de la prairie. Il est probable que l'enroulement a été continu pour tous les *A. icterica* de Juillet à la mi-Octobre : le fait qu'aucun *A. icterica* actif n'ait été rencontré au cours des récoltes successives, fournit un argument décisif en faveur de la non-interruption de la période de sommeil. D'ailleurs, la prolongation inhabituelle de l'enroulement observé dans la Manche en 1959, ne constitue pas une anomalie sans précédent : Zicsi (1958) a noté, pour plusieurs Lombriciens, jusqu'à 120 jours consécutifs d'immobilité en 1956.

En 1961, j'ai voulu établir d'une manière plus précise les réponses d'*A. icterica* à la dessiccation du sol. Du 27 Juin au 16 Septembre, les chutes de pluie ont été enregistrées. Pendant la même période, les *A. icterica* ont été dénombrés dans des carrés de 1 m de côté jusqu'à une profondeur de 60 cm (tableau 10).

TABLEAU 10.

A. icterica *actifs ou enroulés, dénombrés dans une prairie de Tollevast au cours de l'été 1961.*

Date	Chutes de pluie en mm	*A. icterica* dénombrés sur 1 m² jusqu'à 60 cm de profondeur				Total des *A. icterica*
		Actifs		Enroulés		
		sans rég.	avec rég.	sans rég.	avec rég.	
27/6/61	Aucune précipitation	17	0	74	18	109
1/7/61	2,4 mm	4	0	119	16	139
9/7/61	51,5 mm	0	0	146	17	163
19/7/61	1,2 mm	55	2	97	16	170
26/7/61	50 mm	81	3	32	16	132
3/9/61	22,5 mm	0	0	171	17	188
16/9/61		9	0	114	7	130

Le 27 Juin, après une période très sèche, les Vers s'enroulent ; sur un total de 109 Lombriciens, 92 sont déjà immobiles.

Le 1^er^ Juillet, 135 *A. icterica* sur 139 sont inactifs, les 4 individus encore en activité se trouvant dans l'horizon moyen.

Le 9 Juillet, l'enroulement affecte les individus à 100 %. Entre le 27 Juin et le 9 Juillet, il n'était tombé que 2,4 mm d'eau ; cette faible précipitation n'avait pu influer sur l'état du sol et retarder l'enroulement des Vers.

Le 19 Juillet, après une période pluvieuse (51,5 mm d'eau tombés du 12 au 18 Juillet), les *A. icterica* reprennent leur activité : sur 170, 57 sont « réveillés » ; il s'agit surtout d'individus jeunes et immatures, les autres, enroulés plus profondément, n'ont pas encore répondu à la variation positive de l'humidité du sol. A 50 cm de profondeur, la réhydratation du milieu reste à peine sensible.

Le 26 Juillet, l'eau a pénétré dans les couches profondes du sol et ses effets sont sensibles : 84 Lombriciens sur 132 ont regagné l'horizon superficiel. La reprise de l'activité s'accélère dans les jours qui suivent à la faveur de précipitations atmosphériques répétées (50 mm d'eau tombés dans les premiers jours d'Août).

Le 3 Septembre, après une semaine exceptionnellement chaude et sèche, les *A. icterica* sont, pour la seconde fois dans la saison, à l'état de repos. La dessiccation du sol s'est alors effectuée brutalement et les individus sont restés à faible profondeur : sur 188 Vers immobiles, 123 (dont 80 pourvus de caractères sexuels secondaires discernables) ont été récoltés dans l'horizon superficiel.

Le 16 Septembre, à la faveur des 22,5 mm d'eau tombés depuis le debut du mois, on assiste au début de la réactivation des animaux en para-diapause.

En 1962, le 1^er^ Juillet, les Vers sont tous en profondeur et s'enroulent.

Le 5 Juillet, tous les *A. icterica* sont inactifs.

Du 11 au 15 Juillet, les chutes de pluie s'élèvent à 24,3 mm et cette réhydratation du sol « réveille » une partie des Vers.

Du 18 au 22 Juillet, le pluviomètre recueille 63,7 mm d'eau dont 51,5 mm tombent le 20 au cours d'un violent orage.

Le 22 Juillet, la terre est très humide, même en profondeur. La réponse des *A. icterica* est quasi-instantanée puisque tous les individus appartenant à cette espèce sont actifs dans l'horizon superficiel.

En 1962, le comportement d'*A. terrestris* f. *typica* et f. *longa* est, à nouveau, différent de celui d'*A. icterica ;* entrés en diapause vers le 18 Mai, les *A. terrestris* en sortent plus de deux mois après, aux environs du 30 Juillet.

Les réactions d'*A. icterica* à la dessiccation du sol lui confèrent ainsi une place particulière parmi les Lombriciens qui peuplent les prairies de Basse-Normandie. Au mois de Mai, *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa*, *A. caliginosa* f. *typica* et *A. chlorotica* entrent régulièrement en diapause. La faune active du sol se limite alors à *A. icterica*, *A. rosea* et diverses espèces se rattachant au genre *Lumbricus*. Quand le sol reste humide, cette situation persiste en Juin et en Juillet. Ainsi, à titre d'exemple, je donnerai, dans le tableau 11, les résultats d'un relevé effectué à Tollevast le 29/6/64 sur une surface d'1 m² et à une profondeur atteignant 60 cm.

TABLEAU 11.

Relevé effectué à Tollevast le 29/6/64.

	Actifs	Enroulés
A. icterica	220	3 portant un régénérat caudal
A. terrestris f. *typica* et f. *longa*	0	66
A. rosea	11	0
Individus appartenant au genre *Lumbricus*	21	0

Sur un total de 223 *A. icterica*, 3 individus seulement sont enroulés et, dans chacun de ces trois cas, il s'agit d'animaux amputés de nombreux segments dont le remplacement est en cours. La diapause spontanée apparaît ainsi limitée aux seuls *A. icterica* amputés d'une notable partie de leur région caudale.

La résistance d'*A. icterica* à la dessiccation du sol est remarquable et lui permet de se maintenir en activité en dépit d'une forte réduction de la teneur en eau des couches superficielles du sol. Quand la déshydratation du milieu s'accentue, les *A. rosea* s'enroulent, puis les *A. icterica* entrent en para-diapause à leur tour. Si le sol se réhydrate, il y a retour à l'activité chez *A. icterica* et semble-t-il aussi chez *A. rosea*, les autres représentants du genre *Allolobophora* restant, au contraire, insensibles aux variations du milieu.

B. — Observations dans des conditions naturelles contrôlées.

Pour étayer les observations réalisées de 1956 à 1962, j'ai soumis les sols où les *A. icterica* étaient enroulés à une réhydratation artificielle. Au cours de l'été 1961, et aux périodes où les Lombriciens étaient en para-diapause, des carrés de terrain d'un mètre de côté, situés dans la prairie où les relevés du tableau 10 ont été effectués,

ont reçu des arrosages bi-quotidiens (généralement 5 litres d'eau matin et soir), puis les Vers ont été récoltés à la bêche jusqu'à 60 cm de profondeur.

Carré n° 1. A reçu 115 l d'eau du 4 au 15 Juillet. Le 15, récolte de 192 *A. icterica* : 190 actifs, 2 enroulés, un Ver enroulé avec régénérat caudal.

Carré n° 2. A reçu 115 l d'eau du 4 au 15 Juillet. Le 15, récolte de 118 *A. icterica* : 116 actifs, 2 enroulés porteurs d'un régénérat caudal.

Carré n° 3. A reçu 115 l d'eau du 8 au 19 Juillet. Le 19, récolte de 213 *A. icterica* tous actifs.

Carré n° 4. A reçu 105 l d'eau (15 l par jour, à raison de 5 l matin, midi et soir) du 8 au 14 Septembre. Le 15, récolte de 233 *A. icterica* actifs, alors qu'à proximité immédiate la quasi-totalité des Vers est inactive.

C. — Etude expérimentale de la para-diapause.

L'étude expérimentale de la para-diapause a porté essentiellement sur des individus à maturité sexuelle. Les Vers ont été placés par lots de 8 ou 10 dans des cristallisoirs d'un litre remplis aux trois quarts de terre finement morcelée. La teneur en eau du milieu d'élevage a été amenée à une valeur convenable. Les cristallisoirs, couverts d'une soie à mailles fines, ont été soumis à une lente dessiccation à température voisine de 18°C. Dans la plupart des cas, les Oligochètes se sont enroulés au bout d'environ un mois. Le milieu d'élevage a été alors réhydraté plus ou moins rapidement (tableau 12). Les résultats confirment les observations réalisées sur le terrain : quatre jours au plus tard après la fin de l'arrosage, les Vers sont rentrés en activité (tableau 12), à de très rares exceptions près (4 restés enroulés sur 166) ; le délai de quatre jours peut d'ailleurs être considéré comme un maximum, le réveil de nombreux animaux survenant avant la fin de la réhydratation.

La réhydratation du milieu, intervenant à un moment où la majorité des Vers est inactive, entraîne donc une rupture régulière de la para-diapause ; elle reste cependant inefficace vis-à-vis des individus en voie de régénération caudale.

D. — Conclusion.

En résumé, la phase d'immobilité observée chez *A. icterica* se range, apparemment, parmi les cas les plus simples ; elle est étroitement liée aux variations d'humidité du milieu : la dessiccation provoque l'enroulement et, en sens inverse, la réhydratation entraîne régulièrement le réveil des Vers, à l'opposé de ce qui se produit dans le cas d'une diapause vraie où la réhydratation du milieu reste inefficace vis-à-vis des Lombriciens enroulés. La période d'inaction d'*A. icterica* n'est donc pas une diapause au sens strict du terme ; mais, comme il existe entre les deux états de nombreux points communs, en particulier au point de vue de la régénération caudale, j'ai tenu à la désigner par un terme très voisin, celui de *para-diapause*.

TABLEAU 12.

Etude expérimentale de la para-diapause.

Nombre d'*A. icterica*	Date de mise en élevage	Date d'entrée en para-diapause	Réhydratation du milieu d'élevage	Date de l'examen	Résultat
10	21/6/60	16/7/60	25 ml tous les 2 jours, du 23 au 29/7/60 inclus 100 ml au total	30/7/60	9 actifs 1 enroulé
20	21/6/60	16/7/60	100 ml le 23/7/60 50 ml le 26/7/60 150 ml au total	30/7/60	20 actifs
10	21/6/60	16/7/60	10 ml par jour du 1er au 10/8/60 inclus 100 ml au total	15/8/60	10 actifs
10	21/6/60	16/7/60	pas d'arrosage	15/8/60	10 enroulés
56	29/6/61	25/7/61	50 ml par jour du 6 au 8/8/61 inclus 150 ml au total	11/8/61	54 actifs 2 enroulés
8	29/6/61	25/7/61	pas d'arrosage	11/8/61	8 enroulés
70	20/5/63	12/7/63	30 ml matin et soir du 20 au 22/7/63 inclus 180 ml au total	25/7/63	69 actifs 1 enroulé avec rég.
10	20/5/63	12/7/63	pas d'arrosage	25/7/63	10 enroulés

Le cas d'*A. icterica* n'est d'ailleurs simple qu'en apparence ; l'ensemble des faits que je viens d'exposer en est la meilleure preuve. Le comportement des Vers amputés n'est pas identique à celui des individus entiers ; il s'en écarte par deux traits essentiels :

1° Les animaux amputés de nombreux segments paraissent susceptibles de s'enrouler spontanément.

2° La réhydratation du milieu semble inefficace vis-à-vis des individus en voie de régénération caudale.

Le comportement des *A. icterica* amputés, manifestant une certaine indépendance à l'égard du milieu, laisse pressentir l'intervention d'une régulation interne. Il faudrait alors distinguer chez les *A. icterica* bas-normands, en fonction de leur état physiologique, trois types d'enroulement :

1° La *para-diapause, facultative,* propre aux individus entiers.

2° La *diapause spontanée,* propre aux individus amputés de nombreux segments.

3° La *diapause facultative* des individus amputés d'un nombre de segments peu élevé, ce dernier cas ne se distinguant de la para-diapause que par l'impossibilité de réveiller les Vers pendant le développement du régénérat caudal.

Précisons, enfin, que la para-diapause n'est pas particulière à *A. icterica.* Tout récemment, Juberthie et Mestrov (1964) ont signalé un comportement identique chez *Eophila pyrenaica* Cognetti : la dessiccation ménagée du milieu entraîne régulièrement l'enroulement individuel des *Eophila* entiers, sa réhydratation provoquant, dans tous les cas, la réanimation des Lombriciens immobiles.

Placés dans les mêmes conditions, les *Eophila* amputés de segments postérieurs régénèrent la région caudale disparue.

Juberthie et Mestrov qualifient de quiescence l'état d'immobilité qu'ils ont observé chez les Lombriciens entiers.

En fait, il ne s'agit pas d'une quiescence au sens classique du terme, la quiescence s'accompagnant toujours d'une forte anhydrobiose qui ne permettrait pas à des individus amputés, placés dans les mêmes conditions, de développer des régénérats postérieurs ; l'enroulement d'*E. pyrenaica* se confond plutôt avec la para-diapause telle que je l'ai définie chez *A. icterica.*

L'ensemble des observations de Juberthie et Mestrov confirme d'ailleurs pleinement les résultats que j'ai publiés en 1960, *b,* se rapportant non seulement aux *A. icterica* entiers, mais aussi aux individus amputés dans la région caudale : lorsque la réhydratation du milieu d'élevage survient aussitôt après l'enroulement, les Vers amputés, ne présentant pas encore de traces de régénérat caudal, reprennent rapidement leur activité ; la réhydratation du milieu réanime également les individus dont le régénérat a atteint une taille importante. Par contre, dès l'apparition du régénérat, l'arrosage se révèle

incapable de rompre l'état d'immobilité des individus édifiant de nouveaux segments ; leur état s'apparente alors à une véritable diapause.

Chapitre X.

LA PSEUDO-DIAPAUSE D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

Il était normal d'envisager une intervention des centres nerveux antérieurs dans le mécanisme des phases d'immobilité et j'ai entrepris de vérifier expérimentalement l'action du cerveau et du ganglion sous-œsophagien sur l'activité. Jusqu'à la parution de mes premiers résultats (1962), l'influence des centres nerveux sur la diapause n'avait fait l'objet d'aucune recherche particulière, bien que le contrôle de la motricité par les centres nerveux ait été étudié par quelques auteurs (Friedländer, 1894, Focke, 1930, Janzen, 1931).

J'ai réalisé chez *A. icterica* des séries d'ablations portant sur le cerveau seul ou sur l'ensemble des centres nerveux antérieurs.

A. — Matériel et techniques.

Les Oligochètes utilisés appartenaient tous à une même population d'*A. icterica* provenant de Tollevast, Manche. Seuls, ont été retenus pour l'expérimentation, les individus adultes, à maturité sexuelle, pourvus d'un clitellum bien développé. Un tri a éliminé les animaux présentant des traces d'amputation ou de régénération ou encore des anomalies de la segmentation.

Les Vers ont été maintenus sur du papier filtre humidifié pendant deux jours ; ils ont ensuite séjourné 72 heures dans des cristallisoirs tapissés de linge fin, en atmosphère saturée d'humidité. Le tube digestif se trouve ainsi débarrassé de la terre et du papier filtre qu'il peut contenir.

1. — Anesthésie.

Avant l'opération, les Oligochètes sont anesthésiés dans une solution de chlorétone à 0,2 % dans l'eau distillée ou dans l'eau de source. Cet anesthésique m'a donné des résultats très supérieurs à ceux obtenus avec des solutions diluées de chloroforme ou d'éther. La chlorétone assure, au bout de 15 à 20 minutes, une parfaite immobilité des Vers et un relâchement convenable des fibres musculaires. Quelques précautions sont cependant nécessaires : la solution de chlorétone doit être préparée au moment de l'emploi (une solution datant de plusieurs jours a souvent des effets toxiques) ; elle doit également être conservée à basse température.

2. — Opérations.

Les Vers anesthésiés sont placés sur un matelas de papier filtre humide. Les ablations sont effectuées dans une pièce fraîche (température aux environs de 15°C), sous la loupe binoculaire, à l'aide de ciseaux de Pascheff-Wolff et de pinces fines.

Pour enlever les ganglions cérébroïdes, une fente est pratiquée sur la ligne médio-dorsale au niveau des segments 2 et 3 ; les connectifs péri-œsophagiens sont sectionnés à proximité des ganglions cérébroïdes. Il est alors facile de prélever le cerveau et le plexus vasculaire qui est étroitement accolé à sa face postérieure.

Dans le cas de résection de l'ensemble des centres nerveux antérieurs (ganglions cérébroïdes, ganglion sous-œsophagien, chaîne nerveuse ventrale), le ganglion sous-œsophagien et la chaîne nerveuse sont enlevés en

premier, avec la moitié des connectifs péri-œsophagiens, par une fente pratiquée sur la ligne médio-ventrale à partir du 3e segment. Les ganglions cérébroïdes sont ensuite prélevés du côté dorsal ; ils entraînent avec eux le reste du collier péri-œsophagien.

3. — Suture des plaies.

Après l'intervention, il est nécessaire de rapprocher les lèvres des plaies et de les suturer avec des agrafes au fil d'argent (calibre : 0,07 mm). Pour la pose des agrafes, j'ai employé la méthode mise au point par Avel (1929).

4. — Convalescence des opérés.

Les animaux opérés sont conservés individuellement dans des cristallisoirs de 500 ml tapissés de papier filtre humide ; ils y séjournent jusqu'à la chute des agrafes (ce qui demande un délai d'environ 4 à 5 jours). Les taux de survie s'élèvent lorsqu'on maintient les Vers opérés à basse température (inférieure à 10°C) ; cette hibernation a déjà été employée avec succès par André (1963).

5. — Mise en élevage.

Les Lombriciens sont mis en élevage, soit par petits groupes dans des cristallisoirs d'un litre, soit individuellement dans des cristallisoirs de 500 ml. Le milieu d'élevage est constitué par de la terre provenant du lieu de récolte des Vers. Si les *A. icterica* qui ont subi l'ablation du cerveau seul s'enfoncent rapidement quand on les dépose à la surface des cristallisoirs, il n'en est pas de même des individus qui ont subi l'excision de l'ensemble des centres nerveux antérieurs ; il est alors nécessaire de les enfouir avec précaution, autant pour éviter la réouverture des plaies que pour limiter le risque de nouvelles hémorragies. Les cristallisoirs sont maintenus à une température peu variable (généralement 18-20° C), l'humidité du milieu d'élevage étant régulièrement entretenue à une valeur convenable. Aucun apport alimentaire autre que celui contenu dans la terre (radicelles, débris organiques divers) n'est fourni aux animaux en expérience.

B. — Effets de l'ablation du cerveau seul.

Un premier essai a porté sur 48 *A. icterica* opérés le 25/10/61 (24 individus ont été décérébrés, les 24 autres, utilisés comme témoins, ont subi une simple incision de la paroi du corps au niveau des segments 2 et 3). Les Vers ont été mis en élevage par lots de 8. Le premier contrôle, fait le 3/11/61 (9 jours après l'opération) sur un lot d'opérés et un lot de témoins, a donné : 8 Vers décérébrés enroulés, 8 témoins en activité. Le second contrôle, fait le 16/11/61 (22 jours après l'opération), a donné un résultat identique au précédent. Au dernier examen, le 29/11/61 (5 semaines après l'opération), les 16 *Allolobophora* (8 décérébrés et 8 témoins) étaient tous actifs.

Une opération du même type a été pratiquée le 29/11/62 sur 24 *A. icterica* (12 individus décérébrés, 12 témoins ayant subi une simple incision). Les Vers ont été mis en élevage par lots de 6. Le 20/12/62 (au bout de 3 semaines), 6 Vers décérébrés étaient enroulés, les 6 témoins étant, au contraire, en activité. Le 4/1/63 (au bout de 5 semaines), sur 6 Lombriciens décérébrés, 5 avaient repris leur activité, 1 était encore enroulé. Les 6 témoins étaient actifs.

L'ablation du cerveau provoque ainsi rapidement un état tout à fait comparable à la diapause décrite chez plusieurs Lombriciens. Les *A. icterica* opérés s'enroulent isolément à l'intérieur d'une petite

cavité creusée dans la terre ; leur tube digestif est vide. L'excision des ganglions cérébroïdes est bien responsable de cette pseudo-diapause puisque les témoins n'ayant subi qu'une simple incision de la paroi du corps au niveau du cerveau se maintiennent en activité. La rupture de la pseudo-diapause intervient environ cinq semaines après l'opération.

C. — Effets de l'ablation de l'ensemble des centres nerveux antérieurs.

Le 6/3/63, 30 *A. icterica* ont subi l'ablation du cerveau, du ganglion sous-œsophagien et des premiers ganglions de la chaîne nerveuse jusqu'au 7e segment compris. 22 survivants ont été mis en élevage individuellement et examinés au bout de 3 semaines (7 Vers), 6 semaines (7 Vers) et 7 semaines (8 Vers). Dans tous les cas, les opérés étaient en pseudo-diapause.

Une ablation identique à la précédente a été pratiquée le 14/5/63, sur 20 *A. icterica*. Au bout de 3 semaines, les 20 Vers opérés étaient en pseudo-diapause.

L'excision de l'ensemble des centres nerveux antérieurs a donc les mêmes effets que l'ablation du cerveau seul : la pseudo-diapause apparaît régulièrement chez tous les animaux opérés, mais sa durée se trouve sensiblement prolongée ; sept semaines après l'opération, les Vers sont toujours enroulés et immobiles.

D. — Conclusion.

L'ablation des centres nerveux antérieurs, qu'elle porte sur le cerveau seul ou sur l'ensemble du collier nerveux péri-œsophagien, provoque, dans tous les cas, un état d'immobilité qui présente les caractéristiques essentielles de la diapause : enroulement isolé dans une petite logette, vacuité du tube digestif, suspension de l'activité génitale.

Un argument de poids confirme l'identité de cette pseudo-diapause expérimentale et de la diapause naturelle : chez les individus amputés dans la région caudale, l'ablation des centres nerveux antérieurs s'accompagne régulièrement de la régénération des segments amputés. L'intervention chirurgicale permet ainsi, à tout moment et indépendamment du milieu, de déclencher le mécanisme de la régénération postérieure.

A. icterica ne constitue pas un cas isolé. J'ai pu, en effet, m'assurer que l'ablation du cerveau provoque aussi la pseudo-diapause chez les gros *Allolobophora terrestris* f. *typica* et f. *longa* et chez *Allolobophora chlorotica*. Gallissian (1963) a d'ailleurs trouvé un comportement identique chez *Eophila dollfusi*.

La pseudo-diapause consécutive à l'ablation des centres nerveux antérieurs peut relever de plusieurs facteurs. Une première hypothèse consiste à envisager, comme je l'ai écrit en 1962, une relation entre

l'activité et la neurosécrétion. Harker (1960) a déjà mis en évidence un contrôle hormonal (« internal clock ») qui explique les variations diurnes de l'activité chez la Blatte. Bliss (1962) a signalé des faits du même ordre chez le Crabe *Gecarcinus lateralis* Fréminville. Mais, il est également possible que l'ablation des centres nerveux provoque une inhibition mécanique de la motricité.

Les résultats obtenus dans le domaine expérimental permettent de conclure que, comme la pseudo-diapause, la diapause naturelle propre à certaines espèces dépendrait des centres nerveux antérieurs, le mécanisme intime de ces phases d'immobilité restant encore à préciser.

QUATRIÈME PARTIE.

DIAPAUSE ET RÉGÉNÉRATION CAUDALE CHEZ *ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

Chapitre XI.

MODALITÉS DE LA RÉGÉNÉRATION CAUDALE.

A. — Historique relatif à la régénération caudale chez les *Lumbricidae*.

Il existe fréquemment chez les Lombriciens une faculté de régénérer les segments qui peuvent être amputés dans la région caudale. Les causes de ces amputations qui affectent une fraction non négligeable des Oligochètes terricoles peuplant les prairies, demeurent encore mal connues.

Les lésions importantes du territoire caudal peuvent être le fait de prédateurs tels que les oiseaux ou les taupes. Les oiseaux sont certainement responsables de nombreuses mutilations ; ils attaquent les Vers qui circulent à faible profondeur, ne leur enlevant souvent qu'un fragment plus ou moins important de la région postérieure.

Les taupes font une grosse consommation de Lombriciens dont elles constituent de véritables réserves à l'intérieur de leur donjon, manifestant une nette préférence pour certaines espèces. Selon Evans (1948) et Plisko (1961), les Oligochètes ainsi mis en réserve sont mutilés dans la région céphalique ce qui leur interdit toute tentative d'évasion. J'ai pu, à ce sujet, faire une observation intéressante. Dans certaines prairies du Cotentin (et non dans toutes), les taupes édifient de gros monticules de terre atteignant facilement 1 m de diamètre et 50 cm de hauteur (Pl. V). A l'intérieur des monticules, on découvre un réseau de galeries compliqué dont certaines aboutissent à un nid volumineux constitué de racines de graminées et de feuilles sèches (feuilles de hêtre, en majorité). Le nid occupe une position centrale à la base de la taupinière ; c'est à un niveau plus élevé et presque au sommet du monticule que j'ai découvert des réserves de Lombriciens composées essentiellement de gros *Allolobophora terrestris* f. *typica* et f. *longa* et de *Lumbricus terrestris*. Les *Allolobophora*, ayant subi en général l'ablation des trois premiers segments, se trouvaient

ainsi décérébrés. Chacun d'eux était en pseudo-diapause, enroulé dans une petite logette modelée dans la terre du monticule (Pl. V). En mutilant la région céphalique des *Allolobophora*, les taupes provoquent ainsi la pseudo-diapause par ablation des ganglions cérébroïdes, ce qui leur permet de conserver les Lombriciens vivants mais rigoureusement immobiles pendant plusieurs semaines. Cependant, en dehors de ces ablations bien délimitées et localisées aux segments les plus antérieurs, on ignore si, au cours des déplacements qu'elles effectuent dans leurs galeries, les taupes sont susceptibles d'amputer les Vers d'une fraction de la région caudale.

Les Lombriciens peuvent également s'amputer spontanément des segments les plus postérieurs. Selon Semal-Van Gansen (1956), les *Eisenia foetida* adultes se débarrasseraient ainsi des déchets accumulés dans la région caudale qui fonctionnerait comme un « rein d'accumulation ».

La régénération des segments postérieurs n'est pas un fait absolument général. Gates (1950) a souligné que, dans le genre *Lumbricus*, il n'y a jamais de remplacement de la région disparue. Cette incapacité à régénérer les segments postérieurs amputés a d'ailleurs été confirmée expérimentalement par Michon (1954) et Avel (1959).

Lorsqu'il y a régénération caudale, celle-ci peut se présenter sous des modalités différentes ; par exemple, chez *Eisenia foetida*, la reconstitution des segments disparus s'effectue sans qu'il y ait interruption de l'activité. Les processus régénératifs se déroulent alors rapidement, peu après la cicatrisation.

Parmi les espèces capables de diapause (espèces amphodynames de Michon, 1954) au contraire, la régénération caudale se déroule seulement au cours de la diapause. Cette limitation, extrêmement importante, a d'abord été signalée par Abeloos et Avel (1928) chez *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa*. Pour leurs travaux, Abeloos et Avel ont utilisé des animaux jeunes et adultes et pratiqué, de Décembre à Mars, des sections à divers niveaux en arrière du clitellum ; « les régénérats ont toujours apparu au moment où le porteur traversait la période annuelle de diapause, phase constante de la vie chez les deux espèces étudiées... la régénération ne commence jamais chez des vers en activité, c'est-à-dire jamais avant le mois d'Avril, début de la période de diapause. Ainsi, le pouvoir de régénérer la queue semble ne pas exister pendant l'hiver et être restreint à la période de diapause, pendant laquelle les animaux ont le tube digestif vide et jeûnent ».

Selon Abeloos et Avel, le jeûne ne suffit pas à induire la régénération car, chez *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa*, la section de la tête et de la queue qui rend les Vers incapables de s'alimenter ou même une simple inanition ne hâtent pas les processus régénératifs.

Michon (1949, 1954) a établi qu'un tel comportement n'est pas particulier aux *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa* et qu'il existe également chez d'autres espèces : *A. chlorotica*, *A. caliginosa* f. *typica* et f. *trapezoides*. Le même auteur a bien précisé que la diapause

expérimentale, obtenue par dessiccation lente et ménagée du milieu d'élevage, s'accompagne de l'édification d'un régénérat caudal chez les animaux préalablement amputés. « Cette régénération, comme la diapause, fait complètement défaut chez les témoins sectionnés mais maintenus en milieu abondamment arrosé ».

Comme Abeloos et Avel, Michon reconnaît que la faculté de régénérer une queue est limitée à la période de diapause. Cependant, pour Abeloos et Avel, la diapause condition nécessaire à la régénération est spontanée, liée à un rythme interne: les Vers amputés à l'automne ou en hiver attendent le printemps suivant pour régénérer ; il est impossible d'obtenir expérimentalement, à volonté, la régénération caudale. Pour Michon, au contraire, la diapause et par contre coup la régénération postérieure sont conditionnées par des facteurs externes. Les Lombriciens amputés, élevés en milieu saturé d'humidité, ne s'enroulent pas et ne régénèrent pas. Dès que le milieu d'élevage est soumis à une dessiccation ménagée, les animaux amputés entrent en diapause et la régénération intervient. Dans une étude expérimentale, il devient alors aisé de provoquer la diapause et la régénération postérieure simultanée.

La relation diapause-régénération caudale n'est pas limitée au seul genre *Allolobophora*. Boulot et Gallissian (1960) travaillant sur *Eophila dollfusi* ont également mentionné un remplacement des segments amputés s'effectuant au cours de la diapause, que celle-ci soit spontanée ou provoquée expérimentalement par dessiccation du milieu.

B. — Régénération caudale chez *Allolobophora icterica*.

1. — Observations dans les conditions naturelles.

Comme les observations ayant trait à la para-diapause, elles ont été faites à Tollevast, Manche, au cours de plusieurs années. Des récoltes multiples effectuées de 1956 à 1964, à toutes les saisons, aussi bien à la surface du sol qu'en profondeur, me permettent d'affirmer que la régénération caudale intervient pendant les mois les plus chauds. Les périodes où la régénération peut s'accomplir varient évidemment quelque peu d'une année à l'autre ; le plus souvent, elles se situent de la fin du printemps (Mai) au début de l'automne (Septembre). Aucun cas de régénération postérieure n'a été constaté en hiver. Il ne semble pas en être de même pour tous les Lombriciens : le 15/2/64, j'ai récolté quelques *A. caliginosa* en diapause, porteurs de régénérats.

Comme les espèces amphodynames étudiées par Abeloos, Avel et Michon, *A. icterica* régénère en période de diapause. Il m'est cependant arrivé, très exceptionnellement (à deux reprises), de récolter des Vers montrant un début de régénérat bien qu'actifs ; dans l'un et l'autre cas, ces captures ont été réalisées dans un sol détrempé par des pluies très abondantes. *Au cours des printemps et étés humides,*

les Vers entiers restent en activité ; il en est de même en période de sécheresse pour les *A. icterica* qui habitent les sols avoisinant les sources.

Le 16/6/61, récolte de 200 *A. icterica* à proximité d'une source, 197 actifs et 3 enroulés isolément à faible profondeur. Sol très humide, température à 20 cm de profondeur : 11, 9°C. Les 3 Vers immobiles, amputés au niveau des intersegments 85/86, 91/92 et 112/113, portent un régénérat caudal et sont dépourvus de caractères sexuels secondaires.

Le 22/6/61, au même endroit, récolte de plusieurs centaines d'*A. icterica* actifs et de 6 individus enroulés porteurs d'un régénérat caudal en cours de développement. Dans les derniers jours de Juin et en Juillet 1961, au même endroit, récolte de 20 *A. icterica* enroulés, privés d'une majeure partie de la région postérieure, tous porteurs d'un régénérat plus ou moins développé.

Le 22/7/63, récolte de 500 *A. icterica* : 493 actifs et 7 enroulés. Les 7 individus en diapause sont porteurs d'un régénérat et dépourvus de caractères sexuels secondaires.

Trois faits particulièrement significatifs se dégagent de ces observations :

1° *dans un sol humide, tout Ver enroulé porte un régénérat caudal.*

2° *la proportion d'individus qui régénèrent est faible par rapport au nombre de Lombriciens récoltés.*

3° *les individus en diapause qui reconstituent les segments disparus ont été fortement lésés dans le territoire caudal.*

La régénération en milieu humide apparaît ainsi comme limitée aux individus qui ont subi une amputation caudale importante. Ceci pourrait expliquer pourquoi le nombre d'individus qui régénèrent est si faible quand on le compare au total des Vers récoltés : 3 sur 200 le 22/6/61, 7 sur 500 le 22/7/63.

Au cours des printemps et étés secs, tous les Lombriciens s'enroulent. On constate alors de nombreux cas de régénération caudale.

Le 27/6/61, sur 92 animaux enroulés, 18 sont pourvus d'un régénérat caudal.

Le 1/7/61, sur 135 Vers enroulés, 16 portent un régénérat caudal.

Le 9/7/61, 17 Lombriciens sur 163 sont en cours de régénération postérieure.

Un examen attentif montre alors que les régénérats se forment à partir de niveaux de section très divers correspondant souvent à une perte de segments peu importante (j'ai observé des régénérats s'édifiant à partir du segment 150 jusqu'au segment 174).

Ces quelques observations m'ont permis d'avancer plusieurs hypothèses :

1° *La régénération caudale n'a lieu qu'au printemps et en été (ce qui laisse pressentir un rôle prépondérant joué par la température).*

2° *En réponse à une lésion importante du territoire caudal et à partir d'un certain seuil thermique,* A. icterica *s'enroule spontanément et régénère, même si la teneur du sol en eau est favorable à son maintien en activité.*

3° *Quand la perte de segments postérieurs est minime, les Vers se maintiennent en activité ; la régénération s'opère seulement s'il survient une dessiccation du milieu qui détermine l'enroulement.*

Pour vérifier ces hypothèses, j'ai cherché des preuves à la fois dans les conditions naturelles et expérimentales.

2. — **Observations dans des conditions naturelles contrôlées.**

Afin de préciser les observations faites dans le milieu naturel, j'ai voulu étudier le comportement des *A. icterica* maintenus dans des conditions naturelles que je qualifie de contrôlées car les animaux sont placés dans une enceinte leur interdisant toute évasion, où l'humidité est entretenue artificiellement à une valeur élevée.

Bien que les expériences réalisées dans le milieu naturel restent toujours approximatives (variabilité des facteurs externes), elles offrent cependant l'énorme avantage de placer les Lombriciens dans un milieu normal dont la structure physique n'est pas bouleversée par morcellement de la terre et où les Vers trouvent, au niveau de la couverture végétale, une nourriture sûrement non carencée.

A cet effet, j'ai utilisé des cadres en bois, de forme carrée, ayant un mètre de côté et 80 cm de hauteur, ouverts à leur partie inférieure et obturés à leur extrémité supérieure par une soie à mailles fines qui empêche les évasions ou l'action d'animaux prédateurs (Pl. VI, 1). Les cadres sont mis en place autour d'un parallélépipède de terrain de 80 cm de côté, haut de 60 cm. L'espace resté libre entre le sol et les parois est soigneusement comblé avec de la terre (Pl. VI, 2, 3). Au cours du travail de pose, les Lombriciens amputés par la bêche sont éliminés aussi soigneusement que possible. La teneur en eau du milieu est maintenue à un taux élevé par des arrosages quotidiens (15 l d'eau en trois fractions de 5 l, matin, midi et soir) ; le drainage s'effectue normalement en profondeur. Comme l'humidité maintient toujours les Vers proches de la surface, les risques d'évasion se trouvent totalement annulés. La température du sol est contrôlée journellement.

De multiples essais ont été effectués dans une prairie de Tollevast, Manche, aussi bien en été qu'en hiver. Je citerai quelques résultats :

a) En hiver.

200 *A. icterica* pourvus de caractères sexuels secondaires (100 entiers, 100 amputés au milieu du corps) mis début Janvier 1962. Fin Février, aucun Lombricien enroulé, aucun cas de régénération. Persistance des caractères sexuels secondaires des amputés. Au cours de l'expérience, température du sol à 10 cm de profondeur généralement inférieure à 5°C.

300 *A. icterica* jeunes et adultes (150 entiers, 150 amputés au milieu du corps) mis le 1/1/64. Le 11/2/64 (au bout de six semaines), aucun amputé enroulé, aucun cas de régénération. Persistance des caractères sexuels secondaires des adultes amputés, clitellum très proéminent. Au cours de l'expérience, température du sol à 10 cm de profondeur comprise entre 2,9°C et 7,5°C, inférieure à 5°C pendant 26 jours.

b) En été.

400 *A. icterica*, à maturité sexuelle, (200 entiers, 200 amputés au milieu du corps) mis le 30/7/61. Le 9/9/61 (au bout de six semaines), Vers entiers tous actifs, clitellum développé. Amputés enroulés à 75 %, présentant un régénérat caudal de taille très inégale selon les cas : tantôt au début, tantôt presque achevé. Clitellum estompé.

Le 3/7/62, 4 cadres placés côte à côte reçoivent chacun 100 *A. icterica*, à maturité sexuelle, amputés au milieu du corps.

Cadre 1. Le 12/7/62 (au bout de 10 jours), amputés tous actifs.

Cadre 2. Le 22/7/62 (au bout de 20 jours), quelques individus enroulés, porteurs d'un début de régénérat.

Cadre 3. Le 1/8/62 (au bout de 30 jours), nombreux Vers porteurs d'un régénérat, déjà long dans certains cas.

Cadre 4. Le 11/8/62 (au bout de 40 jours), plusieurs Lombriciens porteurs d'un régénérat de grande taille, rupture de leur diapause imminente.

100 *A. icterica*, à maturité sexuelle, amputés au milieu du corps, mis le 3/8/62. Le 24/9/62 (54 jours après l'amputation), quelques Lombriciens en activité avec régénérat édifié, plusieurs individus enroulés porteurs de régénérats à tous les stades de développement, certains au début de leur différenciation. Du 3/8/62 au 7/9/62, température du sol à 10 cm de profondeur comprise entre 16,1°C et 18,5°C (le matin à 8 h 30), entre 17,7°C et 21,5°C (le soir à 19 h 30) ; du 8/9/62 au 24/9/62, baisse progressive de la température, le matin jusqu'à 12°C, le soir jusqu'à 13,4°C.

300 *A. icterica* jeunes et adultes (150 entiers, 150 amputés au milieu du corps) mis le 2/7/63. Le 5/8/63 (au bout de cinq semaines), 100 amputés enroulés, porteurs d'un régénérat. Aucun Ver entier enroulé. Température du sol à 10 cm de profondeur comprise entre 17°C et 19,7°C (le matin à 9 h).

200 *A. icterica* jeunes et adultes (100 entiers, 100 amputés au milieu du corps) mis le 9/7/63. Le 12/8/63 (au bout de cinq semaines), 57 amputés enroulés, porteurs d'un régénérat. Vers entiers tous actifs. Température du sol à 10 cm de profondeur comprise entre 16,7°C et 20°C (le matin à 9 h).

On pourrait évidemment objecter que le terrain contient déjà un certain nombre de Lombriciens, ce qui tend à fausser les résultats de l'expérience. Cette objection est aisément réfutable ; parmi les *A. icterica* présents naturellement dans le sol, le nombre d'individus amputés, susceptibles de s'enrouler spontanément, est négligeable comme on l'a vu plus haut. Quant aux Vers entiers, en fonction de la haute teneur en eau du milieu, leur comportement est invariable, sans qu'il y ait jamais de suspension de leur activité.

De cette étude réalisée dans des conditions naturelles contrôlées, on peut tirer les renseignements suivants :

1° *En hiver et à basse température, la régénération caudale paraît nulle ou tout au moins fortement freinée. A cette époque, l'ablation de la moitié postérieure du corps n'entraîne pas la régression du clitellum.*

2° *Au printemps et en été, une amputation privant* A. icterica *de la moitié postérieure du corps, est suivie du remplacement des segments disparus. Les processus régénératifs se déroulent pendant une phase de diapause. Cette diapause propre aux Vers amputés de nombreux segments est spontanée, elle intervient en dépit d'une humidité du sol favorable à leur activité et relève de facteurs internes. L'examen de centaines d'individus amputés au milieu du corps démontre que la diapause ne précède jamais l'apparition du blastème de régénération : tout animal en diapause porte un régénérat qui peut évidemment être très réduit et à peine discernable s'il commence son évolution.*

La rupture de la diapause intervient de façon spontanée mais seulement quand le régénérat a atteint une taille suffisante.

A. icterica régénère au minimum trois semaines après l'amputation mais le délai séparant l'amputation de la régénération varie suivant les individus et peut être beaucoup plus long ; il atteint et dépasse même six semaines. L'édification des nouveaux segments demande donc un délai minimum de six à sept semaines à dater du jour de l'amputation.

Enfin, la période qui s'écoule entre l'ablation des segments postérieurs et l'apparition du régénérat, s'accompagne de la régression des caractères sexuels externes.

Ces résultats posent le problème du déterminisme de la diapause, apparemment spontanée, qui est propre aux Vers amputés. A première vue, l'amputation de nombreux segments semble en être cause. Mais l'étroite dépendance qui existe, aussi bien entre l'apparition du régénérat et l'enroulement qu'entre l'achèvement du régénérat et la rupture de la diapause, laisse pressentir une action possible du régénérat caudal au cours de son développement sur l'activité des *Allolobophora* amputés.

J'ai cherché, comme on le verra ultérieurement, une réponse à ce problème.

3. — Travail expérimental réalisé au Laboratoire.

a) Techniques.

Les indications concernant le matériel, les méthodes d'anesthésie, de conservation des opérés et de mise en élevage ne diffèrent pas de celles qui figurent au chapitre précédent. Je préciserai cependant quelques détails relatifs aux amputations et à la mesure des régénérats.

1° *Amputations.*

Les sections transversales du corps, dans la région post-clitellienne, ont été effectuées sous la loupe binoculaire à l'aide d'un couteau à membranule. Ce micro-scalpel permet la réalisation de sections très régulières au niveau des intersegments.

2° *Mesure des régénérats.*

Toutes les mesures se rapportant aux régénérats des Vers amputés ont été effectuées sur des animaux tués par immersion rapide dans l'eau à 95°C, fixés pendant cinq jours dans le Bouin-Hollande et conservés dans l'alcool à 95°.

J'avais d'abord pensé évaluer l'importance des régénérats par numération de leurs segments. Cette méthode s'est révélée inapplicable pour deux raisons : dans bien des cas, il s'agit de régénérats en cours de croissance dont l'extrémité excessivement grêle ne permet pas, sous la loupe binoculaire, un décompte segmentaire précis. Une autre particularité enlève beaucoup de valeur à une étude des régénérats réalisée au moyen de la numération de leurs segments. Comme l'a souligné Moment (1953, *b*), le nombre définitif des segments du régénérat apparaît très tôt ; il y a ensuite croissance des métamères tant en longueur qu'en épaisseur. Deux régénérats d'âge différent peuvent comporter un nombre de segments identique sans que leurs longueurs respectives soient, pour autant, comparables.

Une autre difficulté tient à la forme des régénérats : après fixation, ils restent rarement rectilignes. J'ai été amené à employer la méthode sui-

vante : les régénérats, placés entre deux lames de verre, sont projetés à l'aide d'un agrandisseur ; il est alors facile de les dessiner et de mesurer leur longueur à l'aide d'un curvimètre de précision.

3° *Expression des résultats.*

Les résultats de cette étude expérimentale ont été exprimés par une série de tableaux où figurent : le nombre d'animaux survivants à la fin de l'expérience, le décompte segmentaire de la souche portant le régénérat, le nombre de segments du régénérat, la longueur de la région reconstituée exprimée en mm et enfin l'état du clitellum. Sur plusieurs tableaux, l'état des Lombriciens (diapause ou activité) en fin d'expérience a également été mentionné.

b) Influence des conditions du milieu sur la régénération caudale.

1° *Température.*

45 *A. icterica* amputés le 21/11/63 au niveau de l'intersegment 80/81 (correspondant à peu près à la moitié du corps), répartis par lots de 9 dans cristallisoirs d'1 litre maintenus jusqu'à 2/1/64 à 5°C. Chaque cristallisoir arrosé régulièrement au cours de l'expérience (120 ml d'eau au total). Au bout de six semaines, amputés tous actifs sans régénérat. Persistance des caractères sexuels secondaires.

Ces résultats confirment pleinement les conclusions des observations effectuées dans le milieu naturel et vérifient la première de mes hypothèses : la régénération caudale n'a lieu qu'au printemps et en été (ce qui laisse pressentir un rôle prépondérant joué par la température).

Le comportement des Vers amputés est en effet bien différent quand ils se trouvent placés à une température identique à celle des sols au cours de l'été :

90 *A. icterica* (45 entiers, 45 amputés le 7/11/63 au niveau de l'intersegment 80/81) mis en élevage le 8/11/63 par lots de 9 dans cristallisoirs d'1 litre maintenus jusqu'au 18/12/63 à 18-20°C. Chaque cristallisoir arrosé régulièrement au cours de l'expérience : 120 ml d'eau au total (la terre des cristallisoirs est ainsi maintenue dans un état proche de la saturation ; la teneur en eau du milieu d'élevage s'éloigne peu de ce qu'elle est dans le milieu naturel pendant la saison humide, de l'automne au début du printemps). Au bout de six semaines : 45 Vers entiers actifs ; sur 45 amputés : 7 actifs (4 avec régénérat, 3 sans régénérat) et 38 en diapause, porteurs de régénérats de taille très inégale. Le nombre de segments reconstitués est élevé, mais les régénérats n'ayant pas achevé leur développement, il n'a pas été possible d'effectuer un décompte segmentaire ; la longueur des régénérats fixés et conservés dans l'alcool à 95° figure au tableau 13 ; 13 Vers seulement ont reconstitué une région caudale excédant 6 mm. La longueur moyenne des régénérats atteint 4,2 mm.

Cette série expérimentale m'a paru particulièrement significative ; elle confirme une des hypothèses que j'avais avancées et que vérifiaient déjà, en partie, les observations effectuées dans la nature : en réponse à une amputation importante du territoire caudal et à partir d'un certain seuil thermique, *A. icterica* s'enroule spontanément et régénère, même si la teneur du sol en eau est favorable à son maintien en activité. L'expérimentation confirme l'inégalité des délais séparant l'amputation de l'apparition du régénérat ; pour certains ani-

TABLEAU 13.

A. icterica *amputés le 7/11/63 au niveau de l'intersegment 80/81, maintenus en milieu humide et examinés au bout de six semaines le 18/12/63.*

N°	Etat des Vers	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	Enroulé	79	94	13,1	Estompé
2	Enroulé	80	77	11,4	Estompé
3	Enroulé	78	impossible à compter	8,6	Estompé
4	Enroulé	79	— id. —	8,2	Peu développé
5	Enroulé	78	— id. —	7,8	Peu développé
6	Enroulé	79	— id. —	7,8	Estompé
7	Enroulé	80	— id. —	7,4	Estompé
8	Enroulé	80	— id. —	6,7	Estompé
9	Enroulé	80	— id. —	6,5	Estompé
10	Enroulé	79	— id. —	6,4	Estompé
11	Enroulé	78	— id. —	6,2	Estompé
12	Actif	77	32	6,2	Estompé
13	Enroulé	80	impossible à compter	6,1	Estompé
14	Enroulé	80	— id. —	6,0	Estompé
15	Enroulé	79	— id. —	5,8	Peu développé
16	Enroulé	78	— id. —	5,7	Peu développé
17	Enroulé	80	— id. —	5,1	Estompé
18	Enroulé	77	— id. —	5,0	Estompé
19	Enroulé	80	— id. —	5,0	Estompé
20	Enroulé	80	— id. —	4,8	Peu développé
21	Enroulé	80	— id. —	4,7	Estompé
22	Enroulé	77	— id. —	4,7	Estompé

TABLEAU 13 (*suite*).

N°	Etat des Vers	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
23	Enroulé	78	— id. —	4,4	Développé
24	Enroulé	79	— id. —	3,1	Peu développé
25	Enroulé	80	— id. —	2,6	Développé
26	Enroulé	80	— id. —	2,4	Peu développé
27	Enroulé	80	— id. —	2,1	Estompé
28	Enroulé	79	— id. —	2,0	Estompé
29	Enroulé	80	— id. —	2,0	Estompé
30	Actif	78	9	1,8	Estompé
31	Enroulé	78	impossible à compter	1,2	Estompé
32	Actif	80	6	1,2	Estompé
33	Enroulé	77	impossible à compter	1,0	Estompé
34	Enroulé	80	— id. —	0,8	Peu développé
35	Enroulé	80	— id. —	0,8	Peu développé
36	Enroulé	80	— id. —	0,8	Estompé
37	Enroulé	79	— id. —	0,8	Estompé
38	Actif	79	3	0,7	Estompé
39	Enroulé	78	impossible à compter	0,6	Estompé
40	Enroulé	80	— id. —	0,6	Estompé
41	Enroulé	80	— id. —	0,6	Estompé
42	Enroulé	80	— id. —	0,4	Estompé
43	Actif	80	sans régénérat		Estompé
44	Actif	80	sans régénérat		Estompé
45	Actif	80	sans régénérat		Estompé

maux, le remplacement de la région disparue est effectif au bout de six semaines, pour d'autres, le blastème de régénération commence alors seulement à fonctionner. L'évolution des caractères sexuels secondaires est identique dans la très grande majorité des cas : chez 34 des 45 individus amputés, le clitellum a régressé au cours de l'expérience.

2° *Dessiccation du milieu.*

Le 27/6/61, 64 *A. icterica* (32 entiers, 32 amputés au milieu du corps le 26/6/61) mis en élevage par lots de 8 (4 entiers, 4 amputés) dans cristallisoirs d'1 litre.

Cristallisoirs soumis à dessiccation ménagée. Le 15/7/61 (20 jours après l'amputation), sur 32 amputés : 19 enroulés, 13 actifs ; sur 32 Vers entiers : 1 enroulé, 31 actifs.

Des expériences identiques ont été réalisées :

Le 9/7/61, sur 80 *A. icterica* (40 entiers, 40 amputés au milieu du corps le 8/7/61). Le 1/8/61 (25 jours après l'amputation), sur 40 amputés : 32 enroulés, 8 actifs ; sur 40 Vers entiers : 10 enroulés, 30 actifs.

Le 25/7/61, sur 160 *A. icterica* (80 entiers, 80 amputés au milieu du corps le 24/7/61). Le 17/8/61 (25 jours après l'amputation), sur 81 amputés : 71 enroulés, 9 actifs ; sur 80 Vers entiers : 15 enroulés, 65 actifs.

La dessiccation du milieu d'élevage rend le comportement des Vers amputés plus homogène. L'entrée en diapause et le début de la régénération se font à des dates très rapprochées pour les individus d'un même lot. En milieu humide, au contraire, les *A. icterica* amputés s'enroulaient spontanément et régénéraient dans des temps variant entre trois et six semaines à dater du jour de l'amputation.

La dessiccation du milieu d'élevage favorisant la diapause des Lombriciens amputés, on peut se demander si elle est également bénéfique pour la régénération. A cet égard, les résultats expérimentaux sont particulièrement concluants :

24 *A. icterica* amputés le 16/12/61 au niveau de l'intersegment 80/81, mis en élevage par lots de 6 dans cristallisoirs d'1 litre soumis à une lente dessiccation. Au bout de trois semaines, cristallisoirs couverts d'un opercule pour arrêter dessiccation du milieu. 8 jours après (quatre semaines après la date d'amputation), Vers enroulés porteurs de petits régénérats. Contenu des cristallisoirs progressivement réhydraté. *La réhydratation du milieu reste sans effet sur les Vers en diapause dès que le blastème est apparu ; leur « réveil » se fait spontanément* (Saussey, 1960, *b*) *quand le régénérat caudal atteint une taille importante.* Six semaines après le début de l'expérience, 20 Vers sur 24 étaient porteurs de régénérats très développés ; le décompte segmentaire a été effectué sans difficulté. 19 Lombriciens sur les 20 porteurs de nouveaux segments avaient reconstitué une queue longue de plus de 6 mm. La longueur moyenne des régénérats (tableau 14) atteignait 11,2 mm ; 22 individus sur 24 avaient subi une régression marquée du clitellum.

Une expérience identique a été réalisée sur 24 *A. icterica* du 18/12/63 au 29/1/64. Au bout de six semaines, les 24 individus amputés avaient régénéré (tableau 15) ; 3 avaient repris leur activité et 21 demeuraient encore enroulés. Un Lombricien porteur d'un régénérat anormal a dû être éliminé. Pour les 23 autres, les moyennes du nombre et de la longueur des segments régénérés atteignaient respectivement 84, 1 et 16,5 mm. Cette fois encore, la régression des caractères sexuels secondaires était très poussée : disparition du clitellum dans 21 cas sur 24.

TABLEAU 14.

A. icterica *amputés le 16/12/61 au niveau de l'intersegment 80/81, placés dans un milieu soumis à une dessiccation ménagée et examinés au bout de six semaines le 26/1/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	80	107	15,0	Estompé
2	80	102	15,0	Estompé
3	80	90	14,0	Estompé
4	80	87	13,6	Estompé
5	66	93	13,4	Peu développé
6	79	76	12,8	Estompé
7	80	81	12,4	Estompé
8	80	84	11,8	Peu développé
9	80	80	11,6	Estompé
10	80	80	11,0	Estompé
11	79	80	10,8	Estompé
12	80	80	10,8	Estompé
13	80	75	10,8	Estompé
14	80	80	10,2	Estompé
15	80	69	10,0	Estompé
16	77	78	9,6	Estompé
17	80	50	9,6	Estompé
18	80	57	9,4	Estompé
19	80	73	8,0	Estompé
20	80	70	4,6	Estompé
21	78	sans régénérat		Estompé
22	80	sans régénérat		Estompé
23	79	sans régénérat		Estompé
24	56	sans régénérat		Estompé

La dessiccation ménagée du milieu d'élevage exerce donc une influence favorable sur la régénération caudale. Elle contraint l'ensemble des animaux à entrer en diapause, la régénération se déroulant alors d'une manière beaucoup plus homogène.

Dans les expériences qui viennent d'être exposées, le milieu d'élevage a été progressivement réhydraté au moment où débutait la régénération, mais on peut aussi envisager une dessiccation prolongée du milieu.

Pour en connaître les effets, j'ai soumis à une dessiccation de longue durée une série de cristallisoirs contenant des *A. icterica* amputés au milieu du corps. Au bout de neuf semaines, à la température de 18-20°C, la terre était devenue excessivement dure et sa teneur en eau presque nulle. Les Lombriciens amputés ont été profondément affectés par la déshydratation poussée du milieu qui les a fait passer progressivement de l'état de diapause à celui de quiescence. J'ai retrouvé les Vers toujours enroulés isolément, mais n'occupant plus la totalité de la logette creusée dans la terre comme c'était

TABLEAU 15.

A. icterica *amputés le 18/12/63 au niveau de l'intersegment 80/81, placés dans un milieu soumis à une dessiccation ménagée et examinés au bout de six semaines le 29/1/64.*

N°	Etat des Vers	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	Actif	75	97	23,0	Peu développé
2	Enroulé	75	87	21,0	Estompé
3	Enroulé	78	109	20,6	Estompé
4	Enroulé	79	100	20,0	Estompé
5	Actif	77	78	19,2	Estompé
6	Enroulé	80	88	18,6	Estompé
7	Enroulé	80	95	17,8	Estompé
8	Enroulé	77	81	17,4	Estompé
9	Enroulé	78	88	16,8	Estompé
10	Enroulé	78	88	16,6	Estompé
11	Enroulé	80	75	15,8	Estompé
12	Enroulé	80	80	15,8	Estompé
13	Enroulé	78	94	15,6	Estompé
14	Enroulé	80	81	15,4	Peu développé
15	Enroulé	76	90	15,2	Estompé
16	Enroulé	78	86	15,0	Estompé
17	Enroulé	80	69	14,8	Développé
18	Enroulé	76	84	14,4	Estompé
19	Actif	80	74	14,2	Estompé
20	Enroulé	77	75	14,2	Estompé
21	Enroulé	80	68	14,0	Estompé
22	Enroulé	79	72	13,0	Estompé
23	Enroulé	80	76	12,2	Estompé

le cas au moment de l'installation de la diapause. La réanimation des *A. icterica* a pu être obtenue en les plaçant sur du papier filtre humide ; l'examen de leur région caudale a révélé l'existence de régénérats, longs au plus d'1 mm.

Une conclusion s'impose alors : quand la teneur du sol en eau s'abaisse de façon exagérée, le développement du régénérat est bloqué ; *régénération caudale et quiescence sont incompatibles.* Le taux d'humidité du milieu exerce une influence capitale sur la bonne marche de la régénération.

3° *Milieu très fortement humidifié.*

Les *A. icterica* amputés au niveau de l'intersegment 80/81 sont élevés isolément dans des cristallisoirs de 500 ml remplis aux 3/4 de terre finement morcelée. Pendant la durée de l'expérience (six semaines), chaque cristallisoir reçoit au total 120 ml d'eau (50 au moment de la mise en élevage et 70 échelonnés à intervalles réguliers). Au bout de six semaines, le milieu contient une très forte proportion

d'eau (supérieure à 35 %). Comme l'a écrit Michon (1954) qui élevait également les Lombriciens dans des cristallisoirs emplis à moitié de terre et soumis à des arrosages répétés : « La terre était ainsi constamment mouillée à la limite de formation d'une sorte de boue dans les couches inférieures ».

Dans ces conditions, les A. icterica *amputés ne s'enroulent pas ou très rarement. Mais l'absence de diapause n'inhibe pas, pour autant, la régénération* (Saussey, 1961).

La régénération en phase active est rarissime dans la nature (je ne l'ai observée que deux fois dans des sols détrempés) ; au Laboratoire, il est très facile de l'obtenir à n'importe quelle saison.

La comparaison des résultats obtenus en milieu fortement humidifié (tableaux 20, 22, 24, 26, 28) ou, au contraire, en milieu soumis à la dessiccation (tableaux 14, 15) est hautement significative ; au bout de six semaines, le nombre d'individus pourvus de régénérats est plus faible dans le premier cas que dans le second. En milieu fortement imbibé d'eau, l'apparition du régénérat se fait à des dates différentes pour les Vers d'un même lot alors qu'en milieu soumis à la dessiccation, les animaux constituant une série régénèrent de façon presque synchrone.

La longueur moyenne des régénérats est réduite quand les animaux sont maintenus en milieu fortement humide. Cette réduction tient évidemment, en premier lieu, au comportement hétérogène des Lombriciens qui régénèrent plus ou moins rapidement, mais elle traduit aussi un ralentissement des processus régénératifs. Dans cinq lots différents comprenant chacun 24 animaux, le nombre d'individus porteurs de régénérats à la fin de l'expérience a varié entre 14 et 19, la longueur moyenne des régénérats étant comprise entre 2,2 mm et 3,7 mm. Ces valeurs sont inférieures à celle établie pour les Vers qui régénèrent en diapause dans un milieu humide, mais sans excès d'eau (4,2 mm).

La régénération se déroule parfois de manière atypique : à partir de la région cicatricielle se développe un régénérat de quelques segments dont le diamètre devient voisin de celui du reste du corps. A l'extrémité de ce premier régénérat pourvu d'un anus fonctionnel, un nouveau blastème prend naissance et forme la base d'un second tronçon (Pl. VII, 1, 2). Ce processus peut se répéter à nouveau ; la région disparue se trouve finalement reconstituée par trois ou quatre formations successives d'âge différent. Le caractère très spécial de ce type de régénération tient au développement des tronçons deux, trois et quatre, s'effectuant à partir de niveaux qu'on ne saurait assimiler à des régions cicatricielles.

Un milieu fortement imbibé d'eau inhibe donc la diapause des *A. icterica* amputés au milieu du corps, mais n'empêche pas la régénération. L'excès d'eau réduit la proportion d'individus qui régénèrent et ralentit le développement des nouveaux segments. Pour permettre un déroulement convenable des processus régénératifs, le milieu doit être humide sans que la teneur en eau dépasse une limite donnée.

c) Importance du niveau d'amputation.

Pour des raisons d'homogénéité, toutes les expériences précédentes comportaient un seul et même niveau d'amputation : l'intersegment 80/81 qui correspond à peu près à la moitié du corps (*A. icterica* ayant un nombre de segments compris entre 150 et 180). Afin de comparer mes résultats à ceux d'autres auteurs, j'ai cherché comment *A. icterica* réagissait à des amputations de moindre importance, soit en milieu humide, soit en milieu soumis à une dessiccation ménagée qui provoque alors la diapause des animaux amputés.

1° *Amputation au niveau de l'intersegment 120/121.*

Le nombre de segments amputés correspond à peu près, en moyenne, au quart du corps.

En milieu humide, 20 *A. icterica* à maturité sexuelle, amputés le 18/2/64. Au bout de six semaines, Vers tous actifs sans régénérat.

En milieu soumis à la dessiccation, 20 *A. icterica* à maturité sexuelle, amputés le 18/2/64. Au bout de six semaines, 14 Vers porteurs de régénérats, 6 sans régénérat.

2° *Ablation des 30 derniers segments.*

Le dommage subi par les *A. icterica* est moindre que dans la série précédente.

En milieu humide, 18 *A. icterica* à maturité sexuelle, amputés le 27/2/64. Au bout de six semaines, Vers tous actifs sans régénérat.

En milieu soumis à la dessiccation, 18 *A. icterica* à maturité sexuelle, amputés le 27/2/64. Au bout de six semaines, 12 Vers porteurs de régénérats, 6 sans régénérat.

3° *Ablation des 10 derniers segments.*

En milieu humide, 24 *A. icterica* à maturité sexuelle, amputés le 6/1/64. Au bout de six semaines, Vers tous actifs sans régénérat.

En milieu soumis à la dessiccation, 24 *A. icterica* à maturité sexuelle, amputés le 6/1/64. Au bout de six semaines, 23 survivants dont 4 porteurs de régénérats.

Le comportement des *A. icterica* diffère ainsi notablement suivant le niveau auquel ils sont amputés. *En milieu humide,* l'ablation d'un nombre de segments peu élevé (10 ou 30 derniers segments, quart postérieur du corps) n'entraîne, dans un délai de six semaines, ni diapause ni régénération à l'inverse de ce qui se produit, dans les mêmes délais, après une amputation importante (ablation de la moitié du corps).

En milieu soumis à la dessiccation, le pourcentage d'individus développant des régénérats semble d'autant plus élevé que le nombre de segments amputés est plus grand : 4 sur 23 dans le cas d'ablation des 10 derniers segments, 12 sur 18 et 14 sur 20 dans les cas d'ablation des 30 derniers segments et du quart postérieur du corps. Rappelons que chez les *Allolobophora* sectionnés au milieu du corps (intersegment 80/81) et placés dans les mêmes conditions, le taux d'individus porteurs de régénérats était nettement plus élevé : 20 sur 24 dans un cas, 24 sur 24 dans l'autre.

C. — Conclusion.

J'ai étudié la régénération caudale chez *A. icterica* à la fois dans les conditions naturelles et expérimentales. Les résultats obtenus dans les deux cas sont concordants. Le comportement d'individus à maturité sexuelle, amputés au milieu du corps, est variable suivant l'état du milieu :

Dans la nature en hiver et au Laboratoire à basse température, les Lombriciens restent actifs et ne régénèrent pas. Leurs caractères sexuels secondaires persistent.

Dans la nature en été et au Laboratoire à température voisine de 20° C, les Lombriciens s'enroulent et régénèrent. Quand le milieu est humide et favorable à l'activité des Vers entiers, les animaux amputés au milieu du corps s'enroulent spontanément et reconstituent la région disparue ; la diapause et l'apparition du régénérat ne sont pas rigoureusement simultanées : l'examen de nombreux *Allolobophora* montre que tout animal enroulé porte un régénérat plus ou moins développé selon les cas, allant du simple blastème à peine discernable au tronçon comportant plusieurs segments. Il faut donc admettre que le développement du blastème précède (de peu, sans doute) l'installation de la diapause.

La régénération intervient à des dates différentes pour les individus d'un même lot, amputés au même niveau (entre trois et six semaines après l'amputation).

Les Vers reprennent spontanément leur activité quand le régénérat a atteint une longueur et surtout un diamètre importants, ce qui demande, au minimum, six à sept semaines à partir de la date d'amputation.

Quand le milieu est soumis à une dessiccation ménagée, les Vers s'enroulent environ trois semaines après l'amputation et régénèrent ; tous les individus d'une même série expérimentale entrent alors en diapause à des dates très rapprochées. La dessiccation du milieu favorise l'enroulement et la régénération, à condition toutefois, de rester limitée ; quand elle devient excessive, les Lombriciens passent progressivement de l'état de diapause à celui de quiescence caractérisé par une forte anhydrobiose : les processus régénératifs sont alors bloqués. Le développement du régénérat nécessite donc le maintien d'une certaine teneur en eau du milieu d'élevage.

Quand le milieu est très fortement imbibé d'eau, les Vers amputés au milieu du corps régénèrent sans s'enrouler ; le délai amputation - apparition du régénérat est inégal suivant les cas. Le remplacement de la région disparue peut s'effectuer par étapes successives. L'excès d'humidité, s'il inhibe l'enroulement, n'empêche pas la régénération ; il en ralentit seulement les processus. La régénération en phase active s'obtient à volonté au Laboratoire ; elle est au contraire très rare dans la nature (2 cas observés) où le milieu ne présente qu'exceptionnellement les conditions nécessaires à sa réalisation.

Contrairement à ce qui se produit en hiver et à basse température, les caractères sexuels secondaires des individus amputés en été et à température voisine de 20° C régressent rapidement. Si on compare l'évolution du clitellum après amputation de la région caudale chez *A. icterica* et chez *E. foetida,* on constate que, pour cette dernière espèce, les auteurs ont des opinions souvent fort différentes. Pour Liebmann (1942), l'amputation pratiquée juste en arrière du clitellum (intersegments 32 à 35) entraîne sa disparition dans un délai d'une semaine ; si la section passe à un niveau plus postérieur (intersegment 50/51), elle ne modifie pas l'état du clitellum ou le réduit, tout au plus, légèrement. L'opinion d'Herlant-Meewis (1956-1957) est identique : des *Eisenia* amputés à 1 ou 2 cm de l'extrémité pygidiale ne subissent pas de régression clitellaire. Moment (1946) émet un avis opposé : des *Eisenia* sectionnés entre les segments 50 et 51 ne possèdent plus de clitellum au moment où la régénération s'achève. Michon (1954) qui a pratiqué chez *Eisenia* l'ablation du tiers postérieur du corps aboutit aux mêmes conclusions : « une douzaine de jours après la section, pendant la cicatrisation et l'édification du blastème de régénération, *le clitellum a régressé* et n'est plus visible qu'à l'état de traces se manifestant par l'aspect plissé et la pigmentation plus foncée de la région où il s'était formé ».

Enfin, comme je l'ai déjà mentionné en 1964, *a,* le comportement des *A. icterica* est très variable en fonction du niveau auquel ils sont amputés. La perte de nombreux segments (moitié du corps) provoque, dans un délai de trois à six semaines, la diapause et la régénération, même si le milieu est favorable au maintien des Vers en activité. Il apparaît ainsi une certaine analogie entre le cas des *A. icterica* ayant subi une amputation caudale importante et celui des Crustacés Décapodes privés de plusieurs péréiopodes ; chez *Gecarcinus lateralis* (Bliss, 1956) et *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius (Vernet-Cornubert, 1962), l'ablation de nombreux péréiopodes accélère la mue.

L'ablation d'un nombre de segments plus réduit (quart postérieur du corps, 30 ou 10 derniers segments) n'entraîne au bout de six semaines et en milieu humide, ni diapause, ni régénération. En absence de diapause spontanée, la régénération peut intervenir quand l'enroulement des Vers est provoqué par une dessiccation du milieu d'élevage, mais, même dans ces conditions, elle reste influencée par le niveau d'amputation. Dans un délai de six semaines, le taux d'individus qui régénèrent est d'autant plus élevé que l'amputation porte sur un plus grand nombre de segments. Le comportement d'*A. icterica* présente un certain parallélisme avec celui d'*Eisenia foetida ;* chez cette espèce, en effet, le niveau d'amputation exerce une profonde influence sur le développement du régénérat. Moment (1953, *a*) l'a bien précisé en écrivant : « It will be observed that, in general, the closer to the anterior the level of amputation was, the more rapid was the growth ».

Les résultats obtenus dans les conditions expérimentales sont en plein accord avec les observations faites dans la nature ; à la fin du printemps et en été, quand la température du sol s'élève, les *A. icterica* amputés de nombreux segments entrent spontanément en diapause et régénèrent. La régénération caudale devient facultative dans les cas d'amputation restreinte : les Vers ne régénèrent alors qu'au moment où la dessiccation du sol provoque leur enroulement.

Chapitre XII.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INFLUENCE DES CENTRES NERVEUX SUR LA RÉGÉNÉRATION CAUDALE.

A. — Historique.

Les recherches relatives à l'influence des centres nerveux sur la régénération caudale des Annélides ont fait l'objet de travaux nombreux et récents, particulièrement chez les Polychètes. Casanova (1955), opérant sur *Platynereis massiliensis* Moquin - Tandon, observe que : « l'ablation du prostomium au niveau des yeux postérieurs détermine un ralentissement considérable des processus de la régénération caudale ». Ces résultats sont confirmés et étendus à d'autres Polychètes par Durchon (1956, *b*), R. B. et M. E. Clark (1959), R. B. Clark et Bonney (1960), Hauenschild (1960). Chez *Nereis diversicolor* O. F. Müller par exemple, Durchon et Marcel (1962) constatent : « les individus qui subissent une résection de la moitié postérieure du corps et une ablation cérébrale dans un délai de 72 h (3 jours) sont incapables de régénérer. Si le cerveau est enlevé 5 jours après l'amputation 17 % des Vers sont capables de reformer de nouveaux segments (1 en moyenne)». Durchon (1961), après avoir analysé les travaux des différents chercheurs, conclut : « la présence des ganglions cérébroïdes est indispensable au déclenchement des processus de régénération caudale ».

Dans la classe des Oligochètes, une étude des relations entre le système nerveux et les processus de régénération postérieure a été réalisée par Hubl, de 1952 à 1956. Hubl a utilisé pour ses expériences trois espèces de Lombriciens : *Lumbricus terrestris, Allolobophora terrestris* f. *longa* et *Eisenia foetida*. Le choix de *Lumbricus terrestris* est surprenant car, comme l'écrivait Avel (1959), « on ne connaît aucun cas valable de régénération caudale dans le genre *Lumbricus* ». Chez *A. terrestris* f. *longa*, la régénération s'opère seulement en période de diapause. *Eisenia foetida*, au contraire, qui régénère facilement en phase active, a toujours constitué un matériel de choix, très employé dans les travaux sur la régénération caudale. Les recherches de Hubl ont été résumées par Durchon (1961) sous forme d'un tableau que je reproduis ici (tableau 16).

TABLEAU 16.

Influence du cerveau sur la régénération postérieure chez les Oligochètes lombriciens.

(Résumé des travaux de Hubl, 1956, d'après Durchon, 1961).

Type d'opérations	Régénération postérieure
Individus témoins :	
1. Section de la partie postérieure (10 segments)	+ 100 %
Individus opérés :	
2. Section de la partie postérieure et ablation simultanée de la tête	— 100 %
3. Section de la partie postérieure et ablation simultanée du cerveau	— 100 %
4. Section de la partie postérieure et ablation de la tête 24 à 48 heures plus tard.	+ 100 %
5. Section de la partie postérieure et ablation du cerveau 24 à 48 heures plus tard	+ 100 %
6. Section de la partie postérieure et ablation du cerveau et du ganglion sous-œsophagien	— 85 % + 15 % (*A. longa*)
7. Section de la partie postérieure et ablation du ganglion sous-œsophagien et de la chaîne nerveuse sur 5 segments	— 100 %
8. Section de la partie postérieure et ablation d'1 cm de chaîne nerveuse *en avant* du clitellum	+ 20 % — 80 %
9. Section de la partie postérieure et ablation d'1 cm de chaîne nerveuse *en arrière* du clitellum	+ 45 % — 55 %
10. Section de la partie postérieure et section de la chaîne nerveuse 2 fois en avant et 2 fois en arrière du clitellum	+ 100 %

Les résultats mentionnés dans le tableau 16 concernent des Lombriciens examinés huit semaines après l'opération, à l'exception de la première série où ce délai a été réduit à six semaines. Les Oligochètes étudiés par Hubl se comportent comme les Polychètes ; l'ablation des centres nerveux pratiquée en même temps qu'une amputation dans le territoire caudal inhibe la régénération postérieure. Une exception partielle se manifeste chez *A. terrestris* f. *longa* : 15 % des Vers décérébrés ont, cependant, édifié un régénérat. Une autre particularité rapproche Lombriciens et Polychètes : quand on ménage un intervalle de 24 à 48 h entre la section de la partie postérieure et la décérébration, le remplacement des segments disparus s'effectue normalement.

Hubl attribue au ganglion sous-œsophagien un rôle déterminant dans la régénération caudale. Une hypothèse identique a été émise tout récemment (1964) par Michon, Maissiat et Angevain ; en fonction d'une étude histologique réalisée chez *Eiseniella tetraedra* (Sav.) f. *typica*, ces auteurs pensent que les cellules neurosécrétrices du ganglion sous-œsophagien élaborent un facteur stimulant le développement du régénérat.

B. — Influence des centres nerveux sur la régénération caudale d'*Allolobophora icterica*.

Comme je l'ai indiqué précédemment, la pseudo-diapause provoquée par excision des centres nerveux antérieurs s'accompagne du remplacement des segments amputés dans la région caudale. J'ai effectué une étude systématique de la régénération postérieure chez des *A. icterica* à maturité sexuelle, après ablation du cerveau seul ou de l'ensemble des centres nerveux antérieurs (cerveau, ganglion sous-œsophagien, début de la chaîne ventrale) et amputation simultanée à différents niveaux de la région caudale.

Nous envisagerons successivement le comportement des *Allolobophora* opérés, suivant qu'ils sont élevés en milieu humide (les cristallisoirs de 500 ml recevant 60 ml d'eau en six semaines, ceux d'1 l, 120 ml) ou en milieu très fortement humidifié (les cristallisoirs recevant en six semaines un volume d'eau double du précédent).

1. — Elevage en milieu humide.

Cinq séries opératoires ont été constituées ; dans les quatre premières, la décérébration (excision des ganglions cérébroïdes) a été pratiquée simultanément à l'amputation d'un nombre variable de segments postérieurs conformément aux schémas suivants :

Série 1. — Amputation au niveau de l'intersegment 80/81 ; il reste alors 37 segments post-clitelliens (le clitellum occupant les segments 34 à 43). Le niveau d'amputation correspond à peu près à la moitié du corps puisqu'*A. icterica* a un nombre de segments compris entre 150 et 180 ; cette limite maxima n'est qu'exceptionnellement dépassée.

Série 2. — Amputation au niveau de l'intersegment 120/121 ; il reste alors 77 segments post-clitelliens. L'amputation enlève aux Vers environ le quart postérieur du corps.

Série 3. — Ablation des 30 derniers segments ; le nombre de segments disparus est un peu plus réduit que dans la série précédente.

Série 4. — Ablation des 10 derniers segments.

Dans une 5e série, j'ai pratiqué l'ablation simultanée du ganglion sous-œsophagien, de la chaîne ventrale jusqu'au 6e segment compris et des 30 derniers segments, le cerveau restant intact.

a) Résultats de la 1re série expérimentale.

Un premier essai a porté sur 52 individus (26 opérés et amputés, 26 témoins amputés). Aussitôt après l'opération, les Vers privés de cerveau se sont enroulés. Cette pseudo-diapause offre toutes les caractéristiques de l'état de diapause : enroulement, immobilité, vacuité du tube digestif. Au bout de six semaines, aucun animal n'était mort ; 24 *A. icterica* sur les 26 décérébrés avaient repris leur activité, les deux autres étant toujours en pseudo-diapause. Parmi les 24 individus actifs, 23 étaient porteurs de gros régénérats postérieurs, de diamètre presque égal à celui du reste du corps (Pl. VIII) ; un seul individu n'avait pas régénéré. Les deux *Allolobophora* encore en pseudo-diapause possédaient des régénérats de dimensions très inégales : l'un étant manifestement proche de son achèvement en raison de son diamètre important, l'autre au début de son édification ; pour ce dernier individu, une réamputation spontanée au niveau de l'intersegment 74/75 est intervenue au cours de l'expérience, ce qui explique le faible développement du régénérat caudal.

La moyenne du nombre de segments (tableau 17) des 24 régénérats bien développés était de 73,6 ; la moyenne de leurs longueurs atteignait 18,5 mm (pour les 25 individus porteurs de régénérats), résultat remarquable si on le compare aux chiffres obtenus pour les *A. icterica,* amputés seulement, qui régénéraient en diapause, après dessiccation du milieu d'élevage. Dans 22 cas sur 25, la longueur des régénérats était supérieure à 1 cm.

Parmi les témoins, 13 étaient demeurés actifs, les 13 autres étant enroulés à la fin de l'expérience et pourvus de régénérats au début de leur croissance, le plus long ne dépassant pas 2 mm.

Les témoins et les opérés ont été maintenus pendant toute la durée de l'expérience à une température voisine de 17° C ; il est possible que cette température légèrement inférieure à celle où les élevages étaient placés habituellement (18°-20°C) ait retardé l'enroulement et la régénération des témoins amputés dans leur région postérieure.

L'évolution des caractères sexuels somatiques n'a pas été identique chez les individus décérébrés et amputés et chez les Vers amputés. Rappelons qu'au départ, tous les *Allolobophora,* soumis à intervention chirurgicale ou témoins, possédaient un clitellum très développé. Or, chez les Vers opérés, à la fin de l'expérience, 4 avaient conservé un clitellum très développé, 5 présentaient encore un clitellum bien développé ; chez 10 autres individus, le clitellum avait subi une régression au point de pouvoir être qualifié de peu développé. Enfin, chez les 7 derniers *A. icterica,* le clitellum s'était estompé presque complètement.

Dans le cas des témoins, le clitellum avait disparu dans la plupart des cas (21 sur 26). 5 individus seulement présentaient un clitellum (développé dans deux cas, peu développé dans les trois autres).

TABLEAU 17.

A. icterica *décérébrés et amputés au niveau de l'intersegment 80/81 le 6/4/64, maintenus en milieu humide et examinés au bout de six semaines le 17/5/64.*

N°	Etat des Vers	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	Actif	80	87	28,8	Peu développé
2	Actif	80	79	26,0	Peu développé
3	Actif	80	70	24,8	Peu développé
4	Actif	80	82	23,6	Très développé
5	Actif	80	76	23,2	Développé
6	Actif	80	80	22,2	Développé
7	Actif	80	82	21,8	Estompé
8	Actif	80	72	21,6	Développé
9	Actif	80	70	21,4	Peu développé
10	Actif	80	66	21,4	Développé
11	Actif	80	72	21,0	Peu développé
12	Actif	80	71	20,8	Estompé
13	Actif	56	88	20,4	Estompé
14	Actif	80	67	19,8	Peu développé
15	Actif	80	67	19,6	Estompé
16	Actif	80	68	17,6	Peu développé
17	Actif	70	86	17,2	Peu développé
18	Actif	69	90	16,8	Développé
19	Actif	80	75	16,8	Estompé
20	Actif	80	52	15,6	Estompé
21	Actif	80	62	13,6	Très développé
22	Actif	80	73	10,2	Peu développé
23	Actif	80	69	10,0	Peu développé
24	Enroulé	80	64	8,4	Très développé
25	Enroulé	74	impossible à compter	1,0	Estompé
26	Actif	80	sans régénérat		Très développé

Chez *A. icterica*, l'ablation du cerveau paraît freiner la régression du clitellum, celle-ci étant au contraire très poussée chez les témoins qui se maintiennent longtemps en activité après l'amputation.

Un second essai a porté sur 17 *A. icterica* décérébrés et amputés le 20/5/64, et examinés au bout de sept semaines. Ce lot de Lombriciens, destiné à une étude histologique, ne comportait pas de témoins ; il a donné des résultats d'une homogénéité telle qu'en dépit de l'absence de témoins, il m'a paru intéressant de les mentionner ici (tableau 18). A la fin de l'expérience, les 17 *Allolobophora* avaient développé des régénérats postérieurs ; un seul Ver était encore enroulé. La moyenne des segments reconstitués atteignait 75,3, la longueur moyenne des régénérats s'élevant à 19,6 mm. Cette dernière

valeur est légèrement supérieure à celle obtenue dans l'essai précédent (18,5 mm), l'écart entre les deux résultats étant, sans aucun doute, imputable à la durée différente des deux expériences (six semaines dans le premier cas, sept dans le second). Remarquons que le seul individu encore enroulé au bout de sept semaines s'était réamputé spontanément de 16 segments au cours de l'expérience, ce qui explique le faible développement de son régénérat (14,2 mm) en comparaison du nombre important de segments reconstitués (99).

TABLEAU 18.

A. icterica *décérébrés et amputés au niveau de l'intersegment 80/81 le 20/5/64, maintenus en milieu humide et examinés au bout de sept semaines le 7/7/64.*

N°	Etat des Vers	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	Actif	77	89	27,4	Estompé
2	Actif	80	85	24,4	Peu développé
3	Actif	80	82	23,8	Estompé
4	Actif	77	73	23,4	Développé
5	Actif	76	79	20,8	Estompé
6	Actif	76	85	20,6	Développé
7	Actif	77	73	20,2	Développé
8	Actif	70	71	20,0	Très développé
9	Actif	80	72	19,8	Estompé
10	Actif	79	70	19,2	Estompé
11	Actif	68	65	18,6	Peu développé
12	Actif	74	66	18,0	Estompé
13	Actif	79	77	17,0	Peu développé
14	Actif	70	87	16,8	Peu développé
15	Actif	80	43	15,2	Estompé
16	Enroulé	64	99	14,2	Estompé
17	Actif	80	65	14,0	Estompé

b) Résultats de la 2e série expérimentale.

Formée de 40 individus (20 décérébrés et amputés le 19/2/64, 20 témoins amputés), elle a donné au bout de six semaines les résultats suivants : régénération dans tous les cas chez les Vers décérébrés, absence de régénérats chez les témoins amputés au même niveau. Les régénérats portés par les *Allolobophora* privés de cerveau étaient tous de gros calibre, leur développement s'étant fait, manifestement, dans des temps très voisins. A la fin de l'expérience, les Vers décérébrés avaient régénéré les ganglions cérébroïdes excisés, la rupture de leur pseudo-diapause étant intervenue dans tous les cas.

Les témoins s'étaient maintenus en activité depuis le début de l'expérience, creusant de multiples galeries dans la terre du milieu d'élevage.

c) Résultats de la 3e série expérimentale.

Cette série a comporté deux expériences identiques :

La première, portant sur 36 individus (18 décérébrés et amputés le 28/2/64, 18 témoins amputés), a donné des résultats comparables à ceux de la série précédente. Sur les 18 Vers privés de cerveau, 16 ont régénéré la région caudale. La moyenne du nombre de segments des régénérats portés par les *Allolobophora* décérébrés s'élevait à 25,5. Aucun des témoins n'a reconstitué les segments amputés.

La seconde a été réalisée sur 56 *A. icterica* (28 décérébrés et amputés, 28 témoins amputés le 24/6/64). Au bout de six semaines, 2 individus opérés étaient morts ; parmi les 26 survivants qui avaient tous repris leur activité, 18 portaient des régénérats postérieurs. Le comportement des 28 témoins n'a présenté aucune variante par rapport à la série précédente.

d) Résultats de la 4e série expérimentale.

Elle comprenait 48 individus (24 décérébrés et amputés le 7/1/64, 24 témoins amputés). Au bout de six semaines, 6 individus parmi les 24 Vers décérébrés portaient des régénérats postérieurs ; les témoins, au contraire, en étaient tous dépourvus.

e) Résultats de la 5e série expérimentale.

Cette série a comporté deux lots de 56 individus (28 opérés et amputés, 28 témoins amputés).

Lot 1. L'intervention chirurgicale a été pratiquée le 3/5/64. Au bout de six semaines, 26 des 28 Vers opérés étaient en vie : 20 enroulés et immobiles, 10 d'entre eux portant des régénérats et 6 en activité. La taille des régénérats présentait une extrême variabilité, certains étant tout juste différenciés (3 cas), d'autres au début de leur croissance (2 cas) ou au terme de leur édification (5 cas).
Aucun des vers témoins n'était enroulé ou porteur d'un régénérat caudal.

Lot 2. L'intervention chirurgicale a été pratiquée le 10/5/64. Au bout de six semaines, le taux de mortalité des Vers opérés était faible (3 sur 28). Parmi les 25 survivants, 21 étaient en pseudo-diapause, 11 d'entre eux portant des régénérats inégalement développés (6 de gros calibre, 3 de taille réduite et 2 au début de leur différenciation) ; 4 opérés seulement ont été trouvés en activité. Les témoins, au contraire, étaient tous actifs et dépourvus de régénérats. Ce type d'opération montre que l'ablation du ganglion sous-œsophagien et de la région antérieure de la chaîne nerveuse ventrale est susceptible d'inhiber l'activité des Vers qui connaissent alors une phase de pseudo-diapause comparable à celle qu'entraîne l'excision des seuls ganglions cérébroïdes.

En ce qui concerne les potentialités régénératrices, les résultats sont bien différents. Au lieu d'obtenir une régénération rapide et complète chez la plupart des individus opérés, comme dans la série 3 où les *Allolobophora* avaient subi l'ablation du cerveau, la régénéra-

tion caudale devient fragmentaire ; elle n'affecte, au total, dans les deux lots, que 21 individus sur 51 et le développement des régénérats n'est nullement synchrone : à la fin de l'expérience, le régénérat reste très peu développé dans 50 % des cas. Il semble qu'une influence inhibitrice persiste, relevant peut-être du cerveau. L'influence des ganglions cérébroïdes continuerait alors à s'exercer en dépit de la rupture de leurs connexions avec la chaîne ventrale et des dommages subis par l'appareil vasculaire ; le vaisseau sous-neural disparaît toujours avec le ganglion sous-œsophagien et le début de la chaîne ventrale, le vaisseau ventral conservant, au contraire, son intégrité. L'ablation du ganglion sous-œsophagien et des premiers segments de la chaîne nerveuse a peu d'effet sur l'évolution des caractères sexuels secondaires ; dans le lot 1, par exemple, à l'issue des six semaines d'expérimentation, le clitellum des *Allolobophora* opérés restait développé dans 23 cas sur 26.

L'analyse des résultats fournis par ces cinq séries expérimentales autorise les déductions suivantes :

1° En milieu humide, favorable à l'activité des *Allolobophora* entiers, l'ablation des ganglions cérébroïdes provoque une pseudo-diapause des individus amputés à divers niveaux de la région post-clitellienne. Cet état est tout à fait comparable à la diapause observée dans les conditions naturelles : les *A. icterica* opérés s'enroulent et restent immobiles ; leur tube digestif est vide. Comme la diapause naturelle, la pseudo-diapause s'accompagne du remplacement des segments disparus dans la région caudale. L'ablation des ganglions cérébroïdes abrège le délai qui intervient entre l'amputation et l'apparition du régénérat ; comme on l'a vu précédemment, ce délai est d'environ trois semaines (minimum) quand la régénération débute chez des animaux entrés en diapause spontanément ou à la suite de la dessiccation du milieu d'élevage ; il se réduit souvent à une quinzaine de jours dans les cas de pseudo-diapause. Chez les animaux décérébrés, le développement du régénérat caudal s'effectue rapidement : six semaines après l'amputation, l'édification du régénérat est, en général, terminée.

La rupture de la pseudo-diapause intervient au moment où le cerveau est reconstitué ; elle est cependant liée, comme chez les Vers seulement amputés dans leur région postérieure, au sort du régénérat. Dans la série 1, au bout de six semaines, tous les individus avaient régénéré la région caudale disparue et repris leur activité, à l'exception de deux qui étaient encore immobiles ; sur coupes histologiques, les deux *A. icterica* enroulés montraient un cerveau régénéré, comparable à celui des animaux sortis de pseudo-diapause (Pl. IX). Il faut alors admettre que, chez ces deux derniers individus, le régénérat postérieur n'avait pas encore acquis une taille suffisante pour permettre la rupture de la pseudo-diapause.

2° Le remplacement des segments amputés s'opère en fonction de l'importance de l'amputation ; il est très régulier quand il y a ablation de la moitié du corps. Le pourcentage d'*Allolobophora* qui

développent des régénérats est encore élevé quand l'ablation porte sur le quart postérieur du corps ou sur les 30 derniers segments, mais il se réduit de façon notable quand on enlève aux Vers seulement 10 segments. Ces résultats paraissent légèrement supérieurs à ceux qu'on observe au cours de diapauses provoquées par dessiccation du milieu d'élevage. Ils permettent, dans une certaine mesure, d'expliquer les résultats obtenus par Hubl ; en se reportant au tableau récapitulatif (tableau 16) donné au début du chapitre, on voit qu'après section de la partie postérieure (10 derniers segments) et ablation du cerveau et du ganglion sous-œsophagien, Hubl a constaté chez *A. terrestris* f. *longa* un taux de régénérations caudales atteignant 15 %, sans mentionner, toutefois, si le développement des régénérats intervenait au cours d'une phase d'immobilité consécutive à l'opération. Après ablation des centres nerveux antérieurs, *A. terrestris* f. *longa* et *A. icterica* régénèrent donc de la même manière, quand l'amputation est peu importante. Il est probable qu'Hubl aurait obtenu des résultats identiques aux miens, s'il avait amputé les *A. terrestris* f. *longa* d'un nombre de segments plus considérable.

Tout au moins chez certaines espèces, l'étude expérimentale de la régénération caudale ne peut être significative si le nombre de segments enlevés est trop faible.

Chez A. icterica, *le cerveau exerce donc une influence inhibitrice sur la diapause et la régénération postérieure ;* son rôle peut, dans une certaine mesure, être comparé à celui que joue le complexe organe X - glande du sinus chez les Crustacés en inhibant la mue. On retrouve également des processus inhibiteurs du même genre chez les Myriapodes Chilopodes où la mue est contrôlée par les sécrétions des glandes cérébrales (Joly, 1962).

Les effets de l'ablation du ganglion sous-œsophagien et des premiers segments de la chaîne nerveuse ne sont pas identiques à ceux de l'excision du cerveau. Il apparaît également une pseudo-diapause qui dure aussi longtemps que les centres nerveux réséqués n'ont pas régénéré ; mais cet état ne s'accompagne pas, de façon régulière, du remplacement des segments disparus dans la région caudale. Ceci tend à prouver que l'inhibition du développement du régénérat caudal est surtout soumise à une influence cervicale qui continuerait à s'exercer même après une mutilation importante des centres nerveux sous-œsophagiens et des vaisseaux sanguins de cette région sous-œsophagienne.

Il se peut que le cerveau et le ganglion sous-œsophagien agissent dans le même sens en inhibant la régénération caudale ; le cerveau aurait alors un pouvoir inhibiteur supérieur à celui du ganglion sous-œsophagien. Il existerait ainsi une hiérarchie au niveau des centres nerveux antérieurs, le cerveau exerçant un rôle prépondérant.

2. — **Elevage en milieu très fortement humidifié.**

Le volume d'eau reçu par le milieu d'élevage est double de ce qu'il a été, dans les mêmes délais, pour les cinq séries expérimen-

tales précédentes (résultats exposés au paragraphe 1). Les *Allolobophora* (opérés et témoins) ont été maintenus isolément dans des cristallisoirs de 500 ml remplis aux trois quarts de terre provenant du lieu de récolte des Vers.

Dans ces nouvelles conditions, deux séries opératoires ont été constituées :

Les *Allolobophora* de la première série ont subi l'ablation du cerveau et une amputation postérieure simultanée au niveau de l'intersegment 80/81. Cette série expérimentale a porté sur trois lots d'*A. icterica*, numérotés de 1 à 3 (tableaux 19 à 24), comprenant chacun 48 individus (24 opérés et amputés, 24 témoins amputés).

Les *Allolobophora* de la seconde série ont subi l'ablation de l'ensemble des centres nerveux antérieurs (cerveau, ganglion sous-œsophagien, connectifs péri-œsophagiens, premiers ganglions de la chaîne nerveuse ventrale jusqu'aux 5e ou 7e segment compris) et une amputation postérieure simultanée au niveau de l'intersegment 80/81. Cette

TABLEAU 19.

A. icterica *du lot 1, décérébrés et amputés au niveau de l'intersegment 80/81 le 8/12/61, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaines le 18/1/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	80	67	17,5	Développé
2	78	70	16,5	Développé
3	78	81	13,2	Peu développé
4	79	46	13,2	Développé
5	79	74	12,9	Peu développé
6	76	73	11,6	Développé
7	79	81	10,5	Peu développé
8	71	82	9,4	Développé
9	80	58	7,6	Développé
10	78	73	7,2	Très développé
11	77	60	6,8	Peu développé
12	80	impossible à compter	6,0	Très développé
13	79	50	5,6	Développé
14	80	impossible à compter	5,5	Très développé
15	80	id.	5,0	Très développé
16	80	id.	4,6	Développé
17	80	id.	4,3	Développé
18	80	id.	3,4	Développé
19	80	id.	2,4	Développé
20	80	id.	1,5	Très développé
21	80	id.	1,3	Très développé
22	80	sans régénérat		Estompé
23	80	sans régénérat		Estompé
24	77	sans régénérat		Estompé

TABLEAU 20.

A. icterica *amputés le 8/12/61 au niveau de l'intersegment 80/81, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaines le 18/1/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	78	impossible à compter	8,4	Développé
2	78	id.	6,7	Peu développé
3	77	id.	6,4	Estompé
4	77	id.	5,8	Développé
5	80	id.	4,4	Très développé
6	80	id.	4,0	Peu développé
7	80	id.	3,0	Peu développé
8	80	id.	3,0	Développé
9	80	id.	2,6	Peu développé
10	80	id.	1,5	Peu développé
11	79	id.	1,2	Peu développé
12	78	id.	1,0	Estompé
13	80	id.	0,9	Développé
14	78	id.	0,9	Estompé
15	80	id.	0,9	Estompé
16	80	id.	0,8	Développé
17	80	id.	0,6	Estompé
18	80	id.	0,6	Peu développé
19	79	id.	0,4	Estompé
20	80	sans régénérat		Estompé
21	80	sans régénérat		Développé
22	80	sans régénérat		Estompé
23	80	sans régénérat		Estompé
24	80	sans régénérat		Estompé

seconde série a porté sur trois lots d'*A. icterica*, numérotés de 4 à 6 (tableaux 25 à 29), comprenant également chacun 48 individus, à l'exception du lot 6 qui ne comptait que 12 opérés et pas de témoins.

a) Résultats de la 1re série expérimentale.

Les lots ont été examinés au bout de six semaines. La mortalité est faible quand les *Allolobophora* subissent la décérébration et l'amputation simultanée : dans les lots 1 et 3, survivance à 100 %, dans le lot 2 à 58 % (14 sur 24).

La différence entre le nombre d'opérés et de témoins ayant régénéré n'apparaît pas statistiquement significative ; dans le lot 1, la régénération affecte 21 opérés sur 24 et 19 témoins sur 24, dans le lot 2, 11 opérés sur 14 et 16 témoins sur 24, dans le lot 3, 22 opérés sur 24 et 19 témoins sur 24.

En ce qui concerne le nombre de segments régénérés et leur longueur, les Lombriciens décérébrés se comportent de façon hétérogène ; certains remplacent rapidement la région disparue, le blastème

TABLEAU 21.

A. icterica *du lot 2, décébrés et amputés au niveau de l'intersegment 80/81 le 27/1/62, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaines le 9/3/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	78	85	22,8	Estompé
2	77	72	18,2	Estompé
3	79	71	16,4	Estompé
4	77	90	16,2	Développé
5	78	57	13,2	Développé
6	79	74	12,8	Estompé
7	80	67	9,0	Très développé
8	77	52	7,0	Estompé
9	80	impossible à compter	1,4	Développé
10	79	impossible à compter	1,4	Développé
11	78	impossible à compter	1,2	Estompé
12	77	sans régénérat		Peu développé
13	79	sans régénérat		Peu développé
14	79	sans régénérat		Développé

de régénération étant fonctionnel quinze jours après l'amputation. D'autres, au contraire, régénèrent tardivement et, au bout de six semaines, les processus régénératifs ne font que débuter. Ainsi, le nombre des Vers portant un régénérat de longueur égale ou supérieure à 6 mm est de 12 dans le lot 1 (sur 21 opérés ayant régénéré), de 8 dans le lot 2 (sur 11 opérés porteurs d'un régénérat) et de 12 dans le lot 3 (sur 22 animaux ayant développé de nouveaux segments) ; dans le cas des témoins qui sont, pour la plupart, restés en activité, la proportion d'individus dont le régénérat atteint ou dépasse la longueur de 6 mm est beaucoup plus réduite : 3 sur 19 dans le lot 1, 3 sur 16 dans le lot 2 et 4 sur 19 dans le lot 3.

Les moyennes respectives de la longueur des régénérats dans les lots 1 à 3 sont de 7,9 mm, 10,8 mm et 7,9 mm dans le cas des Vers décérébrés, de 2,7 mm, 2,7 mm et 3,7 mm dans le cas des témoins.

La forte teneur en eau du milieu d'élevage n'a pas empêché l'enroulement des *Allolobophora* opérés et amputés, alors qu'elle a inhibé celui des témoins amputés. A ce sujet, j'avais d'abord envisagé l'explication suivante : au moment où les *A. icterica* sont mis en élevage, la teneur en eau du milieu n'est pas encore très élevée. Comme la pseudo-diapause des individus décérébrés et amputés survient rapidement après l'opération, on peut penser que l'humidité n'a pas encore atteint un taux suffisant pour l'inhiber. Au contraire, trois semaines après la mise en élevage, la teneur en eau du milieu ayant augmenté inhibe la diapause des Vers seulement amputés au niveau de l'inter-

TABLEAU 22.

A. icterica *amputés le 27/1/62 au niveau de l'intersegment 80/81, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaines le 9/3/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	78	impossible à compter	9,5	Estompé
2	80	id.	7,2	Développé
3	80	id.	7,0	Développé
4	80	id.	2,8	Estompé
5	76	id.	2,7	Estompé
6	80	id.	2,5	Estompé
7	76	id.	2,4	Développé
8	79	id.	1,6	Estompé
9	79	id.	1,3	Développé
10	64	id.	1,3	Estompé
11	77	id.	1,2	Estompé
12	78	id.	1,2	Développé
13	80	id.	1,0	Estompé
14	78	id.	0,9	Estompé
15	78	id.	0,9	Développé
16	80	id.	0,6	Estompé
17	80	sans régénérat		Développé
18	70	sans régénérat		Estompé
19	79	sans régénérat		Estompé
20	80	sans régénérat		Estompé
21	80	sans régénérat		Peu développé
22	80	sans régénérat		Très développé
23	80	sans régénérat		Estompé
24	80	sans régénérat		Estompé

segment 80/81. Mais il paraît beaucoup plus vraisemblable que l'ablation du cerveau provoque *obligatoirement* la pseudo-diapause, même en milieu détrempé.

La forte teneur en eau du milieu n'affecte donc pas le comportement des *A. icterica* décérébrés mais elle exerce, dans certains cas, une action sur la régénération caudale en freinant, de façon non négligeable, le développement du régénérat.

Au bout de six semaines, les Vers décérébrés ont tous régénéré les ganglions cérébroïdes (Pl. X, 1) ; l'examen du cerveau, sur coupes histologiques, révèle l'existence de cellules neurosécrétrices fonctionnelles. La rupture de la pseudo-diapause intervient alors chez tous les individus qui ont remplacé simultanément la région caudale amputée.

b) Résultats de la 2e série expérimentale.

Les lots 4 et 5 ont été examinés au bout de six semaines, le lot 6 au bout de huit semaines. La mortalité s'élève quand l'ablation porte

TABLEAU 23.

A. icterica *du lot 3, décérébrés et amputés au niveau de l'intersegment 80/81 le 2/2/62, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaines le 15/3/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	80	81	20,5	Peu développé
2	78	75	17,8	Développé
3	80	82	17,6	Développé
4	80	73	16,1	Développé
5	80	85	15,2	Peu développé
6	80	60	12,1	Très développé
7	80	67	11,1	Développé
8	78	72	10,5	Très développé
9	79	42	9,2	Estompé
10	80	74	7,9	Développé
11	80	impossible à compter	7,0	Estompé
12	80	id.	6,5	Développé
13	78	id.	5,0	Développé
14	80	id.	3,6	Développé
15	80	id.	2,7	Très développé
16	76	61	2,6	Très développé
17	80	impossible à compter	1,9	Développé
18	80	id.	1,9	Développé
19	80	id.	1,9	Estompé
20	80	id.	1,9	Développé
21	80	id.	1,4	Très développé
22	78	id.	1,2	Développé
23	80	sans régénérat		Peu développé
24	80	sans régénérat		Peu développé

sur l'ensemble des centres nerveux antérieurs : dans les lots 4 et 5, on observe respectivement 16 et 12 survivants sur 24 opérés ; dans le lot 6, 7 Vers survivent sur un total de 12 opérés. Herlant-Meewis (1956-1957) a constaté une mortalité importante chez *E. foetida* à la suite d'opérations du même genre et l'a attribuée à l'action nocive du chloroforme à 0,2 % utilisé comme anesthésique. Dans le cas d'*A. icterica*, j'ai toujours employé le même anesthésique (chlorétone à 0,2 %) et la mortalité observée dans la deuxième série opératoire paraît surtout imputable à l'importance de l'opération.

Le comportement des *Allolobophora* de la seconde série n'est pas identique à celui qui vient d'être décrit ; il présente d'importantes particularités. Dans les lots 4, 5, 6, les *A. icterica* privés de l'ensemble des centres nerveux antérieurs régénèrent à 100 %. La moyenne du nombre de segments reconstitués par les individus opérés est de 73,6 dans le lot 4, de 73,9 dans le lot 5 ; elle atteint 80 dans le lot 6.

TABLEAU 24.

A. icterica *amputés le 2/2/62 au niveau de l'intersegment 80/81, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaines le 15/3/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	80	impossible à compter	8,8	Peu développé
2	78	id.	7,3	Peu développé
3	79	id.	7,1	Estompé
4	79	id.	6,7	Estompé
5	79	id.	5,7	Estompé
6	80	id.	4,6	Estompé
7	80	id.	4,4	Estompé
8	80	id.	3,9	Estompé
9	80	id.	3,3	Estompé
10	80	id.	3,2	Estompé
11	80	id.	2,7	Développé
12	80	id.	2,6	Estompé
13	79	12	2,6	Estompé
14	79	impossible à compter	2,3	Peu développé
15	80	id.	2,3	Estompé
16	79	id.	1,8	Développé
17	80	id.	1,5	Peu développé
18	80	id.	0,7	Estompé
19	78	id.	0,5	Estompé
20	78	sans régénérat		Estompé
21	80	sans régénérat		Estompé
22	80	sans régénérat		Estompé
23	80	sans régénérat		Estompé
24	80	sans régénérat		Estompé

Le régénérat se développe toujours très rapidement : au bout de six semaines, 15 individus sur 16 dans le lot 4 et la totalité des opérés du lot 5 portent un régénérat caudal de longueur généralement très supérieure à 6 mm. La longueur moyenne des régénérats atteint 14,4 mm dans le lot 4 (près de cinq fois celle des témoins), elle s'élève à 16,7 mm dans le lot 5 (plus de sept fois celle des témoins) (Pl. XI) ; elle est enfin de 16,6 mm dans le lot 6.

Six semaines après l'opération, les opérés des lots 4 et 5 sont toujours inertes. L'examen des coupes histologiques montre que les centres nerveux réséqués ne sont pas remplacés ; on note seulement une légère reconstitution de la chaîne nerveuse dans le sens postéro-antérieur (Pl. X, 2).

Huit semaines après l'opération, un état d'inertie identique se retrouve chez les opérés du lot 6 qui n'ont pas régénéré les ganglions cérébroïdes et sous-œsophagien.

TABLEAU 25.

A. icterica *du lot 4, ayant subi le 9/2/62 l'ablation des centres nerveux antérieurs et une amputation au niveau de l'intersegment 80/81, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaines le 22/3/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	80	96	25,0	Développé
2	80	80	19,2	Estompé
3	80	88	18,2	Développé
4	80	74	16,8	Estompé
5	75	60	16,6	Développé
6	80	64	15,0	Très développé
7	75	85	15,0	Développé
8	80	78	14,6	Développé
9	80	64	13,6	Développé
10	80	65	13,6	Développé
11	80	93	13,4	Estompé
12	67	80	13,4	Développé
13	69	93	13,0	Développé
14	79	78	12,0	Développé
15	80	68	10,2	Estompé
16	77	12	2,2	Développé

Les résultats de la seconde série expérimentale sont intéressants à divers titres. Placés dans les mêmes conditions de milieu, les *Allolobophora* privés de l'ensemble des centres nerveux antérieurs régénèrent beaucoup mieux que les *A. icterica* ayant seulement subi l'excision des ganglions cérébroïdes.

D'autre part, la rupture de la pseudo-diapause ne se produit pas en l'absence de cerveau, bien que les Vers aient reconstitué la région caudale amputée (Pl. XII) ; les ganglions cérébroïdes paraissent indispensables à l'activité des Lombriciens.

Enfin, bien que le cerveau agisse comme centre inhibiteur de la régénération caudale, il ne semble pas en être le centre régulateur : on aurait pu croire, en effet, que l'ablation des seuls ganglions cérébroïdes provoquant pseudo-diapause et régénération, la reconstitution du cerveau bloquait le fonctionnement du blastème caudal ; or, au bout de huit semaines, les opérés du lot 6, toujours en pseudo-diapause et dépourvus de cerveau, portent un régénérat dont l'édification est terminée depuis une quinzaine de jours.

Le régénérat caudal comporte toujours un nombre de segments limité (en rapport avec l'importance de l'amputation) ; les causes de cette limitation restent encore discutées : pour Moment (1949), la croissance du régénérat (chez *E. foetida*) est contrôlée par des phénomènes électriques. La différence de potentiel entre les deux extré-

TABLEAU 26.

A. icterica *amputés le 9/2/62 au niveau de l'intersegment 80/81, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaines le 22/3/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	80	impossible à compter	7,0	Estompé
2	77	id.	6,2	Estompé
3	80	id.	5,8	Estompé
4	78	id.	4,2	Estompé
5	80	id.	4,0	Estompé
6	77	id.	3,2	Estompé
7	80	id.	2,7	Développé
8	80	id.	2,5	Estompé
9	80	id.	1,6	Développé
10	80	id.	1,4	Estompé
11	78	id.	1,1	Estompé
12	80	id.	1,0	Estompé
13	80	id.	0,8	Développé
14	78	id.	0,6	Estompé
15	80	sans régénérat		Estompé
16	80	sans régénérat		Estompé
17	80	sans régénérat		Peu développé
18	79	sans régénérat		Estompé
19	80	sans régénérat		Développé
20	80	sans régénérat		Estompé
21	80	sans régénérat		Estompé
22	80	sans régénérat		Peu développé
23	79	sans régénérat		Estompé
24	79	sans régénérat		Estompé

TABLEAU 27.

A. icterica *du lot 5, ayant subi le 24/2/62 l'ablation des centres nerveux antérieurs et une amputation au niveau de l'intersegment 80/81, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaine le 6/4/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	80	77	24,8	Très développé
2	79	92	24,0	Développé
3	80	80	20,0	Développé
4	80	69	19,4	Développé
5	65	78	17,8	Estompé
6	76	100	17,0	Estompé
7	80	90	16,8	Estompé
8	80	78	15,8	Développé
9	79	75	15,8	Développé
10	76	50	11,0	Développé
11	80	42	9,6	Très développé
12	67	56	9,0	Développé

TABLEAU 28.

A. icterica *amputés le 24/2/62 au niveau de l'intersegment 80/81, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de six semaines le 6/4/62.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	79	impossible à compter	10,2	Estompé
2	79	id.	5,7	Développé
3	80	id.	4,3	Estompé
4	80	id.	2,3	Très développé
5	78	id.	1,9	Estompé
6	80	id.	1,6	Estompé
7	80	id.	1,5	Estompé
8	80	id.	1,4	Développé
9	80	id.	1,3	Estompé
10	79	id.	1,0	Estompé
11	80	id.	0,9	Estompé
12	80	id.	0,8	Estompé
13	80	id.	0,7	Estompé
14	79	id.	0,6	Estompé
15	80	id.	0,6	Estompé
16	80	id.	0,5	Estompé
17	78	sans régénérat		Développé
18	80	sans régénérat		Estompé
19	80	sans régénérat		Estompé
20	80	sans régénérat		Estompé
21	80	sans régénérat		Estompé
22	80	sans régénérat		Estompé
23	80	sans régénérat		Estompé
24	80	sans régénérat		Estompé

TABLEAU 29.

A. icterica *du lot 6, ayant subi le 20/2/63 l'ablation des centres nerveux antérieurs et une amputation au niveau de l'intersegment 80/81, maintenus en milieu très fortement humidifié et examinés au bout de huit semaines le 16/4/63.*

N°	Nombre de segments de la souche portant le régénérat	Nombre de segments du régénérat	Longueur du régénérat en mm	Etat du Clitellum
1	80	87	19,0	Développé
2	80	72	18,2	Développé
3	80	74	17,4	Estompé
4	80	81	17,4	Peu développé
5	80	75	16,4	Développé
6	80	91	15,2	Peu développé
7	80	80	13,2	Estompé

mités des *Eisenia* entiers est régulièrement positive (15,1 millivolts en moyenne). Immédiatement après une amputation au niveau de l'intersegment 50/51 (moitié du corps), la différence de potentiel devient négative, revenant graduellement à sa valeur primitive au fur et à mesure de la reconstitution des segments amputés ; MOMENT en conclut : « The parallelism between increase in voltage and in number of segments strengthens the theory that the mechanism limiting segment number is the attainment of a critical voltage ».

Dans les deux séries expérimentales, j'ai relevé des différences très significatives entre l'évolution du clitellum des *Allolobophora* opérés et amputés et des témoins amputés. Le tableau 30 exprime l'état du clitellum chez les 90 *A. icterica* décérébrés ou privés de l'ensemble des centres nerveux antérieurs et chez les 120 témoins, fixés les uns et les autres au bout de six semaines.

TABLEAU 30.

Etat du Clitellum des Vers, opérés et témoins, à la fin de l'expérience.

Nombre d'*A. icterica* avec un Clitellum	Sur 90 opérés	Sur 120 témoins
1) Très développé	15	3
2) Développé	46	22
3) Peu développé	10	14
4) Estompé	19	81

La régression clitellaire est peu sensible chez les animaux opérés (Pl. XII) ; elle est, au contraire, très poussée chez les témoins.

Des résultats fournis par les deux séries expérimentales précédentes, on peut tirer les déductions suivantes :

En milieu fortement humidifié, la décérébration provoque toujours la pseudo-diapause des individus amputés mais, dans certains cas, le développement du régénérat est ralenti. Dans les mêmes délais et en présence de conditions de milieu identiques, la régénération s'effectue beaucoup mieux si l'ablation porte sur l'ensemble des centres nerveux antérieurs (cerveau, ganglion sous-œsophagien, ganglions antérieurs de la chaine nerveuse ventrale).

L'évolution des caractères sexuels secondaires diffère notablement chez les *Allolobophora* décérébrés et amputés et chez les témoins amputés. Pendant la pseudo-diapause et le développement du régénérat caudal, le clitellum des individus opérés ne subit pas de régression spectaculaire ; il disparaît, au contraire, chez les témoins amputés. L'ablation des centres nerveux antérieurs paraît bien bloquer l'évolution du clitellum. Dans le cas des témoins, la régression clitellaire peut relever de plusieurs facteurs : carences alimentaires puisque les animaux restent en activité dans les jours qui suivent l'amputation, mais aussi évolution liée à la section postérieure du

corps. Entre le moment où l'amputation caudale est pratiquée et celui où la régénération débute, s'intercale une phase de remaniements profonds qui touchent autant les organes génitaux et leurs annexes que les caractères sexuels secondaires. Il faut cependant préciser que mes observations se limitent pour l'instant à l'aspect du clitellum, les modifications de structure à l'échelle cellulaire n'ayant pas encore fait l'objet d'une étude spéciale chez les opérés et les témoins. Ces résultats diffèrent de ceux qu'a obtenus Herlant-Meewis (1956-1957) chez *E. foetida* ; pour ce Lombricien, « toute ablation de ganglions nerveux du collier péri-œsophagien ou de la chaîne ventrale antérieure détermine un arrêt instantané de la ponte, une réduction progressive de la taille et la régression des caractères sexuels secondaires ».

C. — Influence des centres nerveux sur la régénération caudale d'*Eisenia foetida*.

Bien que mes travaux aient porté essentiellement sur *A. icterica*, j'ai voulu comparer les résultats obtenus chez cette espèce (capable de diapause) et chez le Ver zébré du fumier, *Eisenia foetida* (espèce sans diapause) qui régénère les segments postérieurs amputés en phase active.

Deux séries opératoires ont été pratiquées sur des individus à maturité sexuelle, récoltés à Tollevast, Manche :

1° Décérébration et amputation postérieure simultanée au niveau de l'intersegment 50/51 (qui correspond, en moyenne, à la moitié du corps).

2° Ablation de l'ensemble des centres nerveux antérieurs (collier péri-œsophagien, chaîne nerveuse jusqu'au 5e segment compris) et amputation simultanée au même niveau que précédemment.

Les *Eisenia* opérés ont été élevés dans du fumier très décomposé, à la température de 20°C.

a) Résultats de la 1re série expérimentale.

Cette série a comporté deux lots :

Le lot 1 était composé de 44 *E. foetida* (22 opérés et amputés, 22 témoins amputés le 17/3/64). Au bout de quatre semaines, les *Eisenia* décérébrés étaient *tous* porteurs de régénérats comportant un nombre de segments élevé. 2 témoins étaient morts et, parmi les 20 survivants, 18 avaient développé des régénérats souvent plus réduits que ceux des *Eisenia* décérébrés.

Le lot 2 était composé de 24 *E. foetida* opérés et amputés le 30/7/64. Au premier contrôle, il restait 18 des 24 *Eisenia* décérébrés, tous porteurs de régénérats, qui ont été remis en élevage dans les mêmes conditions. Six semaines après l'opération, les 18 *Eisenia* ont été fixés, les régénérats postérieurs étant alors très développés, de calibre voisin de celui du reste du corps. La moyenne du nombre de segments reconstitués s'élevait à 46,8 (extrêmes observés : 30 et 58).

b) Résultats de la 2e série expérimentale.

Cette série a porté sur 32 *E. foetida* opérés et amputés le 5/10/64. Au bout de quatre semaines, 31 individus avaient développé des régénérats postérieurs, 1 était mort. Remis en élevage, les *Eisenia* ont été fixés six semaines après l'opération. Il restait alors 30 Lombriciens (1 individu s'étant, sans doute, évadé). La moyenne du nombre de segments reconstitués par les 30 *Eisenia* atteignait 42,7 (extrêmes observés : 23 et 61).

Au cours des deux séries expérimentales, les caractères sexuels secondaires des *Eisenia* n'ont pas évolué comme ceux d'*A. icterica ;* ainsi, dans le lot 1 de la 1re série, au bout de quatre semaines, le clitellum des Vers décérébrés et amputés avait subi une régression poussée dans tous les cas. Chez les témoins, au contraire, le clitellum avait disparu dans cinq cas seulement, restant développé chez 14 individus.

L'évolution du clitellum des *E. foetida* décérébrés et amputés est conforme aux conclusions d'Herlant-Meewis qui a obtenu (1956-1957) la régression des caractères sexuels secondaires après ablation des centres nerveux antérieurs.

Les conclusions essentielles de l'étude expérimentale réalisée chez *E. foetida* sont les suivantes :

L'ablation des centres nerveux antérieurs ne provoque pas de pseudo-diapause chez les *Eisenia* amputés ; tout au plus observe-t'on une dépression limitée de l'activité quand l'excision porte sur la totalité du collier péri-œsophagien, sans qu'il y ait toutefois immobilité ou enroulement.

La régénération intervient dans tous les cas chez les individus simultanément opérés et amputés quel que soit le dommage subi par les centres nerveux antérieurs. Les régénérats comportent un nombre de segments élevé ; les moyennes de 46,8 et de 42,7 obtenues dans les deux séries expérimentales à 20°C sont très voisines de celles indiquées en 1950 par Moment (40,4 et 39,5) pour des *Eisenia* seulement amputés au même niveau et maintenus à 25°C. Mes résultats sont d'autant plus satisfaisants que les *Eisenia* opérés ont été maintenus à la température de 20°C ; en effet, selon Moment (1953, *a*), la température exerce une influence non négligeable sur le nombre de segments régénérés : après amputation au niveau de l'intersegment 50/51, les *Eisenia* placés à 20°C reconstituent une moyenne de 32,4 segments alors qu'à 25°C, la régénération s'élève, en moyenne, à 40,8 segments.

Il faut toutefois bien préciser, en raison de l'absence de témoins dans le lot 2 de la série 1 et dans la série 2, qu'il n'est pas encore possible de conclure si les centres nerveux antérieurs inhibent le développement du régénérat caudal comme ils le font chez *A. icterica.*

Soulignons enfin que la faculté de régénérer une queue en l'absence d'extrémité antérieure, *donc de centres nerveux antérieurs,* est connue depuis fort longtemps chez *Eisenia foetida.* Dès 1898, Michel écrivait : « Il n'est pas nécessaire que la partie antérieure soit intacte,

pour que le bourgeonnement caudal se produise sur la section du bout postérieur, autrement dit, dans une pluripartition, des tronçons moyens peuvent régénérer une tête et une queue dans les conditions qui ont été déterminées précédemment pour la régénération caudale et pour la régénération céphalique ». Michel a analysé les travaux qui établissent cet aspect particulier de la régénération : les résultats de Bonnet, Ginanni, de Réaumur et Spallanzani ont été publiés entre 1742 et 1768, confirmés par Korschelt et Joest en 1895 et par Rievel en 1896 ! Il est très probable que les sections antérieure et postérieure avaient été effectuées simultanément, leurs auteurs n'en ayant cependant tiré aucune conclusion quant à l'influence éventuelle du système nerveux sur le développement du régénérat. Plus récemment, Liebmann (1942) a réalisé l'ablation simultanée de la région céphalique et de la région caudale, soit au niveau de l'intersegment 32/33, soit au milieu du corps ; il a obtenu une régénération normale des segments postérieurs. Toujours chez *E. foetida*, Gates (1950) s'est livré à une étude détaillée de tronçons coupés à différents niveaux du corps ; ses résultats confirment la possibilité de régénération caudale en l'absence de région antérieure.

Chapitre XIII.

FACTEURS DÉTERMINANT LA DIAPAUSE DES *ALLOLOBOPHORA ICTERICA* AMPUTÉS.

L'étude expérimentale de l'influence du système nerveux sur la régénération caudale démontre clairement que la pseudo-diapause est régie par les centres nerveux antérieurs : l'ablation du cerveau seul ou de l'ensemble du collier péri-œsophagien déclenche très rapidement une pseudo-diapause qui présente tous les caractères de la diapause vraie, s'accompagnant du remplacement des segments amputés dans la région caudale.

Dans le cas d'individus *seulement amputés* (au milieu du corps) et *s'enroulant spontanément*, le mécanisme de la diapause présente une grande complexité ; bien qu'influencé par les conditions du milieu, il paraît dépendre essentiellement d'une régulation interne, c'est pourquoi j'envisagerai successivement le rôle des facteurs exo- et endogènes dans son déterminisme.

A. — Rôle des facteurs exogènes.

Les conditions du milieu exercent une influence indéniable sur la diapause des *Allolobophora* amputés ; ainsi, une température trop basse inhibe ou, tout au moins, retarde considérablement l'enroulement et la régénération. L'action du milieu s'exerce, sans doute, indirectement, les basses températures entraînant un ralentissement des processus métaboliques, qui freine ou même inhibe totalement le développement du régénérat.

B. — Rôle des facteurs endogènes.

Dans une note préliminaire (1963, *c*), j'avais émis l'hypothèse d'une relation entre la section de la chaîne nerveuse réalisée au moment de l'amputation caudale et la diapause, mais une expérience ultérieure m'a conduit à l'infirmer :

Le 8/8/63, 30 *A. icterica* ont subi l'ablation de la chaîne nerveuse ventrale sur 9 segments (du segment 50 au segment 58 inclus). Maintenus en élevage à la température de 18-20°C jusqu'au 20/9/63 (pendant sept semaines), aucun des *Allolobophora* opérés ne s'est enroulé.

Une expérience du même ordre a été réalisée le 24/9/63 sur 20 *A. icterica* qui ont subi l'excision de la chaîne nerveuse sur 6 segments (du segment 60 au segment 65 inclus). Les Vers opérés ont été contrôlés jusqu'au 18/11/63 (pendant neuf semaines). Aucun cas de diapause n'a été observé. Les *A. icterica,* disséqués à la fin de l'expérience, avaient tous régénéré le fragment de chaîne nerveuse excisé sans qu'il y ait eu, corrélativement, d'interruption de leur activité.

L'ablation d'un fragment de chaîne nerveuse, pratiquée dans la région moyenne du corps, se révèle ainsi incapable de déclencher la diapause, celle-ci n'apparaissant qu'à la suite d'une amputation importante réalisée dans le territoire caudal.

L'analyse du comportement des *A. icterica* amputés au milieu du corps et placés dans des conditions naturelles contrôlées m'a amené à envisager une autre hypothèse du déterminisme de la diapause, dont la vérification est déjà avancée.

L'examen de plusieurs centaines d'*Allolobophora* entrés spontanément en diapause après ablation de la moitié postérieure du corps révèle que tout animal enroulé porte un blastème caudal, celui-ci étant, selon les cas, ou fonctionnel ou à peine discernable. Il paraît ainsi hautement probable que la diapause (en apparence spontanée) *ne précédant jamais la formation du blastème, le développement de ce dernier est bien le facteur déterminant de la phase d'immobilité.*

L'absence de régénération et de diapause, en hiver ou au Laboratoire à basse température, trouverait alors son explication : les *A. icterica* amputés, ne formant pas de blastème caudal, n'entrent pas en diapause.

Je me réserve d'étudier ultérieurement les modalités d'action du blastème caudal sur l'activité des Vers. Les effets de l'ablation du cerveau ou du collier péri-œsophagien (pseudo-diapause immédiate) laissent cependant présager que l'entrée en diapause pourrait dépendre des centres nerveux antérieurs influencés par le blastème ou par la région cicatricielle.

Des arguments tirés de faits expérimentaux (Saussey, 1964, *b*) renforcent encore l'hypothèse selon laquelle le régénérat caudal contrôle bien le mécanisme de la diapause, en particulier pour sa rupture.

Dans un ensemble de séries expérimentales où les *A. icterica* avaient subi simultanément l'ablation du cerveau et d'une partie de la région caudale, la rupture de la pseudo-diapause à 18-20°C se produit environ six semaines après l'opération. Deux conditions sont nécessaires à la réactivation des individus opérés : la régénération du cerveau doit être complète ; cette première condition est nécessaire mais n'est pas suffisante : en effet, la rupture de la pseudo-diapause n'intervient qu'au moment où la taille du régénérat caudal est devenue importante. Quand le développement du régénérat est moins avancé (ce qui se produit pour un très petit nombre d'individus, généralement inférieur à 10 %, dans chaque série expérimentale), les Lombriciens restent enroulés bien qu'ils aient régénéré leur cerveau. Deux séries expérimentales distinctes réalisées au cours du printemps et de l'été 1964 m'ont permis de préciser l'influence du régénérat caudal sur la rupture de la pseudo-diapause. Les résultats de ces deux séries sont tellement concordants qu'ils peuvent être présentés en un seul exposé.

64 *A. icterica*, à maturité sexuelle, ont subi simultanément l'ablation du cerveau et une amputation au niveau de l'intersegment 80/81.

Les Lombriciens opérés ont été placés par petits lots dans des cristallisoirs d'un litre remplis de terre et maintenus à la température de 18-20°C. L'humidité du milieu d'élevage a été entretenue à une valeur convenable pendant la durée de l'expérience. Au bout de trois semaines, la moitié des individus décérébrés et amputés (32 *A. icterica*) a été examinée : les Vers étaient tous enroulés, 30 d'entre eux portant des régénérats postérieurs déjà bien différenciés. Ces 30 Lombriciens ont alors été réamputés de leur régénérat et des trois segments précédents. Les deux individus dépourvus de régénérat caudal ont subi également une nouvelle amputation éliminant les trois derniers segments. Remis aussitôt en élevage dans les mêmes conditions, les Lombriciens réamputés se sont enroulés à nouveau. L'état des 32 autres *A. icterica* n'a pas été modifié.

Six semaines après le début de l'expérience, parmi les 32 Vers amputés une seule fois, 29 étaient actifs et 3 encore enroulés ; 28 des 29 individus en activité avaient développé des régénérats postérieurs importants ; les 3 *A. icterica* encore enroulés étaient porteurs de régénérats déjà très développés.

Parmi les 32 Vers soumis à deux amputations successives, 30 étaient enroulés et porteurs de petits régénérats, les deux individus actifs en étant au contraire dépourvus.

A la fin de chaque expérience, la région antérieure des Lombriciens a été examinée sur coupes histologiques sériées. Tous les animaux, qu'ils aient ou non subi une seconde amputation caudale, avaient alors régénéré les ganglions cérébroïdes enlevés six semaines auparavant. Après coloration des éléments neurosécréteurs par la fuchsine-paraldéhyde selon Gabe (1953), l'aspect du cerveau peut se résumer ainsi :

1° Chez les *A. icterica* actifs qui ont reconstitué la région caudale après une seule amputation, on observe de nombreuses cellules neurosécrétrices de type *a*, la plupart étant encore peu chargées en sécrétat ; les quelques éléments colorés par la fuchsine évacuent le produit élaboré ainsi qu'en témoigne la circulation de petits granules au contact de leurs axones. La neurosécrétion est encore rare dans le neuropilème au niveau de sa zone habituelle d'accumulation. Les gros neurones commencent une phase d'élaboration, prenant une teinte rose due au produit de sécrétion qui est finement granuleux ; dans le noyau de ces gros éléments, le nucléole est volumineux et vivement coloré. La vascularisation est particulièrement intense ; les capillaires, très dilatés, forment un réseau important entre les jeunes cellules nerveuses.

2° Chez les *A. icterica* enroulés qui reconstituent la région caudale après deux amputations successives, les cellules neurosécrétrices sont également très apparentes ; certaines (cellules *a*) sont fonctionnelles, déversant leur sécrétion dans le neuropilème. La différence essentielle avec les Vers de la catégorie précédente porte sur la vascularisation intra-cérébrale qui est réduite et difficile à discerner.

La rupture spontanée de la pseudo-diapause n'est cependant intervenue que chez les individus amputés une seule fois dont le régénérat caudal avait achevé son édification. Les *Allolobophora* qui avaient subi une seconde amputation retardant la croissance du régénérat n'ont pas repris leur activité en dépit de la régénération complète de leur cerveau.

Une preuve supplémentaire de l'influence du régénérat sur la diapause est fournie par le comportement des *A. icterica* intacts et amputés, élevés dans un milieu soumis à une dessiccation ménagée ; l'enroulement étant favorisé par la dessiccation du milieu, la réhydratation de celui-ci entraîne régulièrement la rupture de la para-diapause des individus intacts, mais reste au contraire inefficace vis-à-vis des individus qui régénèrent en diapause les segments postérieurs amputés.

Il paraît ainsi vraisemblable que le développement du régénérat caudal inhibe, pendant un certain délai, l'activité des *Allolobophora* ; son action s'exerce, sans doute, par l'intermédiaire des centres nerveux antérieurs comme le suggèrent les résultats obtenus à la suite d'ablations du cerveau seul ou de l'ensemble du complexe nerveux antérieur.

J'ai, ainsi, été amené à attribuer à la neurosécrétion un rôle dans le mécanisme de la régénération caudale et de la diapause, et à étudier en détail les phénomènes neurosécrétoires chez *A. icterica.*

Avant de clore cette partie consacrée à la diapause et à la régénération caudale pour aborder l'étude de la neurosécrétion, j'exposerai, dans un dernier chapitre, les effets bien particuliers que l'ablation des centres nerveux antérieurs ou même une simple amputation caudale provoquent dans le déroulement des processus spermatogénétiques.

Chapitre XIV.

ÉVOLUTION DE LA SPERMATOGENÈSE EN FONCTION DE LA DÉCÉRÉBRATION ET DE L'AMPUTATION CAUDALE.

Chez *A. icterica*, l'ablation des centres nerveux et l'amputation de segments postérieurs n'agissent pas seulement sur l'activité et la régénération caudale ; elles exercent encore des effets marqués sur l'évolution des gamètes.

L'étude histologique des *Allolobophora* décérébrés, qu'ils soient entiers ou amputés dans leur région caudale, révèle de profondes altérations de la spermatogenèse (Saussey, 1963, *b*). La maturation des éléments génitaux est également perturbée à la suite d'une simple amputation pratiquée dans la région postérieure, dont l'effet est d'autant plus sensible qu'elle porte sur un nombre de segments plus élevé.

Avant de décrire les images observées dans les deux cas, je rappellerai brièvement quelle est la structure de l'appareil reproducteur mâle chez *A. icterica*. A quelques détails près, le plan d'organisation du tractus génital rappelle les structures décrites par Avel (1929) chez *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa* et par Herlant-Meewis (1958-1959) chez *E. foetida*.

Deux paires de testicules appendus aux faces postérieures des dissépiments 9/10 et 10/11 occupent les segments 10 et 11. Les gonies se détachent par petits groupes ou *follicules* de l'extrémité apicale des testicules ; elles poursuivent leur évolution, soit dans les quatre paires de vésicules séminales situées dans les segments 9 à 12, les deux paires postérieures étant le siège d'une activité spermatogénétique intense, soit directement dans le cœlome des segments testiculaires.

Dans le parenchyme des vésicules séminales, qui présente un aspect lobulé, on observe, en abondance, tous les éléments de la lignée séminale, des gonies aux spermatozoïdes (Pl. XIII) ; ceux-ci quittent les vésicules séminales et s'accumulent sur les pavillons des gonoductes, déployés en regard des testicules. Les canaux déférents se réunissent, de chaque côté du corps, dans le segment 12 et viennent s'ouvrir à l'extérieur au niveau du segment 15.

La plus grande activité spermatogénétique se manifeste de l'automne (Octobre) au début du printemps (Avril-Mai), sans qu'il y ait de ralentissement appréciable au cours de l'hiver rarement rigoureux en Basse-Normandie.

La spermatogenèse est moins active en été, saison où les Vers peuvent connaître des conditions ambiantes défavorables ; cependant, des coupes histologiques pratiquées sur des individus à maturité sexuelle, récoltés en activité de Juin à Octobre, prouvent que la gamétogenèse peut aussi se dérouler normalement pendant la période estivale.

A. — Influence de l'ablation des centres nerveux antérieurs sur la spermatogenèse.

J'ai recherché quels étaient les effets de l'ablation des centres nerveux antérieurs : cerveau seul ou cerveau, ganglion sous-œsophagien, premiers ganglions de la chaîne ventrale, sur l'évolution de la lignée séminale. Cette étude a porté sur de très nombreux individus à maturité sexuelle, opérés en toutes saisons ; les résultats ont été absolument concordants, que les *Allolobophora* aient, ou non, subi une amputation dans la région caudale.

L'examen des coupes de la région génitale, pratiqué trois semaines après l'opération, montre que la spermatogenèse est profondément altérée.

Dans les vésicules séminales ou dans le cœlome des segments testiculaires se trouvent des gonies, des cytes I et de nombreux spermatozoïdes, toujours groupés en faisceaux. Dans la grande majorité des cas, les cytes II et les spermatides font défaut ; ceux qui étaient en place au moment de l'opération ont achevé leur évolution, donnant naissance à des spermatozoïdes et n'ont pas été remplacés. Les pavillons des canaux déférents sont couverts d'une épaisse frange de spermatozoïdes, intensément colorée par l'hématoxyline.

Quatre et cinq semaines après l'opération, la situation évolue peu, les gonies et les cytes I sont toujours bloqués (Pl. XIII) ; cependant, les spermatozoïdes ne restent pas groupés en faisceaux : on les observe, toujours nombreux, mais disséminés dans le parenchyme des vésicules séminales. Les spermatozoïdes persistent également au niveau des pavillons des canaux déférents.

Environ six semaines après l'opération, les Vers seulement décérébrés ayant régénéré leur cerveau et repris leur activité depuis quelques jours, on assiste à un déblocage des mitoses au niveau des gonies ; les cytes I reprennent leurs méioses. Déjà, des cytes II et des spermatides sont formés, mais la différenciation de ces derniers éléments en spermatozoïdes n'est pas encore réalisée.

Au bout de six semaines, les *A. icterica* privés de l'ensemble des centres nerveux antérieurs sont toujours inertes. Sept et huit semaines après l'opération, leur état est toujours stationnaire ; on observe alors une diminution du nombre des gonies et des cytes I présents, les spermatozoïdes persistant toujours sur les pavillons des canaux déférents.

L'évolution de la lignée séminale présente donc les mêmes particularités chez *A. icterica* (espèce capable de diapause) et chez *E. foetida* (espèce sans diapause) pour laquelle Herlant-Meewis (1959) a été le premier auteur à mentionner le blocage de la spermatogenèse consécutif à l'ablation des centres nerveux antérieurs.

B. — Influence d'une simple amputation pratiquée dans la région caudale.

L'examen histologique de la région génitale a été réalisé à de multiples reprises chez des *A. icterica* à maturité sexuelle, amputés au niveau de l'intersegment 80/81 et élevés en milieu humide à la température de 18-20°C.

Dans la plupart des cas, les processus spermatogénétiques s'arrêtent environ trois semaines après l'amputation. La dissociation de l'extrémité des testicules en follicules mûriformes ne s'observe plus. La taille des vésicules séminales subit une réduction, particulièrement marquée au niveau des paires les plus postérieures (celles des segments 11 et 12). Dans les vésicules séminales et les segments testiculaires ne persistent que des gonies et des spermatozoïdes peu nombreux ; ces derniers éléments peuvent également persister sur les pavillons des gonoductes. Les stades intermédiaires de la spermatogenèse : cytes I, cytes II et spermatides ont disparu. Cependant, à l'opposé de ce qui se produit chez les *Allolobophora* décérébrés où les éléments demeurant dans les vésicules séminales (gonies et cytes I) conservent toute leur intégrité et sont susceptibles de poursuivre leur évolution après régénération des centres nerveux, les gonies présentes dans les vésicules séminales des individus seulement amputés offrent souvent des signes indiscutables de dégénérescence, se manifestant, notamment, par de nombreuses figures pycnotiques. Précisons que des *A. icterica* entiers, placés dans des conditions identiques, n'ont montré, dans les mêmes délais, aucune perturbation de l'évolution gamétogénétique.

En conclusion, l'ablation des centres nerveux antérieurs et l'amputation caudale entraînent l'une et l'autre un arrêt des processus spermatogénétiques.

Dans le premier cas, l'évolution de la lignée séminale est interrompue peu après l'opération. Seuls subsistent dans les vésicules séminales les spermatogonies et les cytes I qui connaissent une phase de repos aussi longtemps que les centres nerveux réséqués ne sont pas régénérés. Une fois ceux-ci reconstitués, on assiste à une reprise normale des processus spermatogénétiques à partir des éléments occupant le parenchyme des vésicules séminales ou le cœlome des segments testiculaires.

Dans le second cas, l'arrêt de la spermatogenèse est moins brutal, mais plus poussé, puisqu'il s'accompagne, dans de nombreux cas, de la dégénérescence des spermatogonies logées dans les vésicules séminales. Cette évolution régressive des éléments séminaux, déclenchée par l'amputation, précède (de peu dans certains cas) l'apparition du blastème de régénération caudale ; elle contribue encore à conférer une importance toute particulière à la période comprise entre l'amputation et l'apparition du régénérat. Au cours de cette phase préparatoire à la régénération, des remaniements physiologiques intenses interviennent, tendant d'ailleurs, non seulement à la mise en route des processus régénératifs, mais aussi au blocage de la motricité et de la maturation des éléments génitaux.

Dans les deux cas, il semble tout à fait probable que l'arrêt de la spermatogenèse est déterminé, comme on le verra plus loin, par la disparition des substances émises par certaines cellules neurosécrétrices.

CINQUIÈME PARTIE.

LA NEUROSÉCRÉTION CHEZ *ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

L'importance des substances émises par les éléments neurosécréteurs a été démontrée par de nombreux travaux dans certaines classes d'Invertébrés : Insectes et Crustacés, en particulier.

Chez les Annélides et plus spécialement chez les Polychètes, l'étude de la neurosécrétion a fait des progrès récents qui ont mis en relief une action certaine des neurohormones sur le germen et peut-être aussi sur le soma. Avant d'aborder les résultats des recherches effectuées sur la neurosécrétion d'*A. icterica*, je rappellerai l'essentiel des connaissances acquises actuellement, dans ce domaine, chez les Annélides Oligochètes.

Chapitre XV.

HISTORIQUE RELATIF A LA NEUROSÉCRÉTION CHEZ LES *LUMBRICIDAE*.

A. — Les éléments neurosécréteurs.

Comme l'a écrit Laverack (1963), E. et B. Scharrer ont fait œuvre de pionniers dans le domaine de la neurosécrétion chez les Annélides. En 1936, B. Scharrer découvre la neurosécrétion chez les Polychètes et décrit (1937) quatre types de cellules neurosécrétrices numérotées de 1 à 4.

Schaefer (1939) désignera les mêmes éléments par des lettres minuscules : *a*, *b*, *c*, et *d*. C'est en 1937 que B. Scharrer et E. et B. Scharrer mentionnent des éléments neurosécréteurs chez *Lumbricus terrestris*.

Précisons tout de suite que la plupart des auteurs qui ont examiné les centres nerveux des Oligochètes Lombriciens, se sont efforcés d'assimiler les différentes catégories d'éléments neurosécréteurs aux quatre types cellulaires déjà décrits chez les Polychètes Néréidiens.

A l'heure actuelle, l'ensemble des observations relatives à la neurosécrétion des *Lumbricidae* donne l'effet d'une grande incohérence. Il semble bien que divers auteurs, travaillant sur des espèces semblables ou différentes, aient désigné, par le même symbole, des cellules n'ayant ni la même position, ni les mêmes affinités tinctoriales.

Schmid (1947) étudie les possibilités sécrétrices des neurones cérébraux de *L. terrestris* soumis à l'influence de la novocaïne et de l'épinéphrine. En 1948, Harms donne une description de l'« Organe Cérébral » situé à la face postérieure du cerveau ; il distingue, après action de l'azan, des cellules *a* colorées en rouge et des cellules bleues. Ces éléments se retrouvent dans le ganglion sous-œsophagien et les deux premiers ganglions de la chaîne nerveuse ventrale.

Les recherches de Hubl (1953) ont porté sur *L. terrestris, L. rubellus, E. foetida* et *A. terrestris* f. *longa*. Dans le cerveau, Hubl distingue trois types de neurones : les cellules *a* qu'il identifie aux cellules décrites par Harms ; elles sont situées dans la région postéro-dorsale des ganglions cérébroïdes et serrées les unes contre les autres. Ces éléments se colorent en rouge intense par l'azan ; le sécrétat apparaît dense et homogène. Les cellules *b* ont une taille comparable à celle des cellules *a*, mais elles sont moins nombreuses et plus dispersées ; on les rencontre surtout au voisinage de la *pars intercerebralis*. Sous l'action de l'azan, leur cytoplasme, chargé de fins granules, se colore en bleu gris. Le troisième type cellulaire est représenté par des éléments nerveux ordinaires situés dans la région médiane des ganglions cérébroïdes ; leur taille est double de celle des éléments *a* et *b*. Contrairement à l'opinion de Harms, Hubl ne trouve dans le ganglion sous-œsophagien et la chaîne nerveuse ni cellules *a*, ni cellules *b* ; on observe seulement, à ces divers niveaux, des éléments nerveux ordinaires.

A la suite de recherches expérimentales sur la régénération, Hubl a décrit, en 1956, deux nouveaux types de cellules neurosécrétrices : l'un présent dans le cerveau (cellules *c*) ne différant des cellules *b* que par une taille plus élevée, l'autre localisé au niveau du ganglion sous-œsophagien (cellules *u*). Cette dernière catégorie d'éléments neurosécréteurs n'existerait pas à l'état normal et apparaîtrait à la suite de traumatismes : section de la chaîne nerveuse, par exemple.

Herlant-Meewis (1955) a donné une description très détaillée des éléments neurosécréteurs cérébraux chez *Eisenia foetida*. Les ganglions cérébroïdes « renferment trois espèces de cellules nerveuses qui présentent toutes trois des phénomènes de neurosécrétion ». Les gros et les moyens neurones (« neurones proprement dits ») occupent dans le cerveau une position déterminée ; doués de propriétés sécrétrices, ils élaborent des granules qui ne paraissent pas suivre l'axone. Les cellules *a* sont localisées dans la région postérieure des ganglions cérébroïdes ; leur sécrétat, très dense, suit l'axone qui aboutit dans le neuropilème. Herlant-Meewis compare les cellules *a* aux éléments *a* et aux cellules 4 mentionnées respectivement par Schaefer et B. Scharrer chez les Néréidiens. « Les cellules *b*, petites, fusiformes, sont alignées radiairement au niveau du point de départ du connectif antérieur... ». A l'opposé des péricaryones *a*, les cellules *b* paraissent dépourvues de prolongement. « Elles correspondent à la fois aux cellules *a* et cellules bleues de Harms et aux cellules *b* qui ont été signa-

lées le long des nerfs oculaires postérieurs des Polychètes (Scharrer) ». En 1956-1957, le même auteur mentionne l'existence de cellules neurosécrétrices dans le ganglion sous-œsophagien. Enfin, en 1962, Herlant-Meewis et Van Damme décrivent chez *E. foetida* quatre types de cellules neurosécrétrices présentes dans chaque ganglion de la chaîne nerveuse ventrale, se distinguant les unes des autres par leur position, leur taille et leur structure.

Michon et Alaphilippe (1959) ont fait l'inventaire des éléments neurosécréteurs de diverses espèces de Lombriciens : *A. chlorotica, A. terrestris* f. *typica, D. subrubicunda* et *A. rosea* ; dans les différents centres nerveux, ils reconnaissent quatre types de cellules sécrétrices. Dans le cerveau se trouvent les cellules *a*, identiques à celles décrites par les auteurs précédents. « Très différentes sont les *cellules b*, à situation plus interne, plus grosses, à noyaux plus volumineux, dont la caractéristique essentielle est l'aspect granuleux du produit de sécrétion, souvent concentré autour du noyau ». Enfin, les cellules Δ correspondent aux « péricaryones ordinaires ». Dans le ganglion sous-œsophagien, Michon et Alaphilippe retrouvent des cellules de type *a* et *b* et, chez *A. chlorotica*, des cellules de type *d* assimilables au quatrième type d'éléments décrits chez les Polychètes Néréidiens : « Elles sont caractérisées en effet par leur structure vacuolaire, avec plusieurs vacuoles, par la colorabilité du cytoplasme suivant les méthodes employées ainsi que par leur taille relativement grande ». Les cellules *b* se retrouvent également, mais peu nombreuses, au niveau des premiers ganglions de la chaîne nerveuse ventrale.

Il existe ainsi une grande diversité d'opinions concernant aussi bien les types d'éléments neurosécréteurs que leur nomenclature. Les récentes publications d'Aros et Vigh (1961, 1962) se sont efforcées de mettre un peu de clarté dans cette situation. Ces auteurs distinguent dans les ganglions cérébroïdes de *L. rubellus* six groupes cellulaires qu'ils appellent : dorsal antérieur, dorsal postérieur, latéral droit, latéral gauche, ventral antérieur et ventral postérieur. Les groupes cellulaires se retrouvent également dans le ganglion sous-œsophagien et la chaîne nerveuse ; ils sont composés de deux types d'éléments seulement : des petites cellules de teinte foncée et des grandes cellules plus claires.

Dans le cerveau, les petites cellules (qu'on peut assimiler aux cellules *a*) sont situées dans la région postérieure des ganglions, en position superficielle ; leur axone est bien visible et se termine par une région élargie où s'accumule la sécrétion. Les petites cellules constituent ainsi, au niveau de leurs extrémités axonales, une zone d'accumulation de la sécrétion dans le neuropilème. Le sécrétat paraît évacué par voie sanguine, ou bien au niveau du corps cellulaire qui peut être en contact intime avec les capillaires, ou encore au niveau de la zone d'accumulation. En effet, cette zone où la neurosécrétion est stockée possède un abondant réseau vasculaire ; Aros et Vigh la comparent à la neurohypophyse des Vertébrés ou encore à la glande du sinus des Crustacés.

Les grandes cellules claires sont placées sous les précédentes et occupent principalement la région antérieure des ganglions cérébroïdes. Leurs axones, de gros calibre, se dirigent vers le ganglion sous-œsophagien en empruntant deux voies différentes, soit qu'ils passent directement dans le connectif péri-œsophagien le plus proche, soit qu'ils gagnent le connectif opposé. Les axones qui vont d'un ganglion au connectif opposé, traversant ainsi le cerveau, forment les commissures antérieure et médiane.

Les deux types cellulaires se retrouvent dans le ganglion sous-œsophagien, mais les cellules foncées y sont de plus grande taille. Leur sécrétion s'accumule également dans le neuropilème. Selon Hubl (1956), les cellules neurosécrétrices n'apparaissent dans le ganglion sous-œsophagien que chez des animaux blessés ou amputés. Aros et Vigh critiquent cette interprétation ; ils ont en effet régulièrement observé des éléments fortement colorés dans le ganglion sous-œsophagien des Vers indemnes de toute blessure.

Dans la chaîne nerveuse, les grains de neurosécrétion sont alignés, formant des traînées parallèles qui suivent les fibres nerveuses dans le sens antéro-postérieur.

Aros et Vigh pensent que toutes les catégories cellulaires décrites par les auteurs précédents se confondent avec les deux types qu'ils distinguent.

En 1962, E. Scharrer et Brown ont fourni des précisions sur la structure fine des éléments neurosécréteurs de *L. terrestris*, après examen au microscope électronique ; ils concluent à l'existence d'un seul type de cellule neurosécrétrice, les formes diverses décrites par les auteurs précédents correspondant, selon eux, à des phases différentes du cycle sécrétoire, indiscernables au microscope optique.

Cependant, E. Scharrer et Brown n'invoquent pas de critères morphologiques pour distinguer les neurones cérébraux. Leur description semble surtout s'appliquer aux cellules *a* et *b* et non aux gros neurones ; ceux-ci, en raison de leur taille importante et du trajet particulier de leur axone qui ne se termine pas dans le cerveau, semblent pourtant appartenir à un type distinct qui présente également un cycle sécrétoire.

En conclusion de cet historique relatif aux éléments neurosécréteurs, il apparaît tout à fait souhaitable qu'un même auteur réalise sur un nombre élevé d'espèces l'étude histologique comparée des cellules neurosécrétrices. Il deviendrait alors possible de définir les différents types d'éléments neurosécréteurs et d'unifier leur nomenclature.

B. — Rôle des substances émises par les cellules neurosécrétrices.

On sait encore peu de choses sur le rôle des neurohormones des Oligochètes terricoles. Plusieurs travaux ont mis en évidence une action possible sur la pigmentation, la sexualité et la régénération.

1. — **Effets sur la pigmentation.**

Aros et Vigh (1961, *a*) ont exposé *L. rubellus* à la lumière solaire ou aux rayons ultra-violets. Dans les deux cas, les cellules cérébrales du groupe dorsal postérieur se sont vidées de leur contenu ; corrélativement, la teinte des animaux est devenue plus foncée. Quand les Vers irradiés sont placés à l'obscurité, les cellules précédemment vides se rechargent en neurosécrétat. Cependant, le mécanisme qui contrôle les variations de la pigmentation n'est pas encore élucidé. Laverack (1963) pense que la teinte foncée prise par les Lombriciens exposés à la lumière est due directement à une photosensibilité de la protoporphyrine présente dans les pigments tégumentaires plutôt qu'à un mécanisme mettant en jeu les centres neuroendocrines.

2. — **Effets sur la sexualité.**

Les relations entre la neurosécrétion et la sexualité ont fait l'objet des recherches de Hubl et de Herlant-Meewis. Hubl (1953) distingue un « cerveau d'hiver » et un « cerveau d'été ». Pendant l'automne et l'hiver (Octobre à Février), les ganglions cérébroïdes présentent des cellules *a* volumineuses, remplies de sécrétat, qui se colorent alors intensément. Pendant la saison hivernale qui correspond, selon Hubl, à la période de repos sexuel, la neurosécrétion est stockée dans les cellules.

Au printemps et en été, les cellules *a* se vacuolisent, leur taille diminue et elles fournissent des images moins colorées. Cette décharge des cellules *a* serait en rapport avec la période de reproduction (accouplement et ponte).

Herlant-Meewis a poursuivi une série de travaux importants dans le même domaine, chez *E. foetida*. Elle confirme (1956) les observations de Hubl concernant les différents aspects du cerveau ; en hiver, le cerveau « est caractérisé notamment par l'accumulation des cellules *a* qui se colorent intensément par la fuchsine-paraldéhyde et dont les fibres moniliformes sont particulièrement imprégnées de neurosécrétion. Il semble que ces images correspondent à une accumulation de la substance neurosécrétée au niveau des ganglions cérébroïdes.

Or, précisément, à ce moment, ces Vers ne pondent pas : on ne peut pas trouver de cocons dans le terreau où ils sont prélevés et nous avons démontré expérimentalement que le froid arrête instantanément la ponte ». Au contraire, « Au moment de l'accouplement et de la ponte, la vidange des cellules *a* s'accélère et elles prennent un nouvel aspect ; leur cytoplasme devient beaucoup moins colorable, et il s'y forme de nombreuses vacuoles ». Herlant-Meewis a également démontré (1956-1957) que l'ablation des centres nerveux antérieurs entraîne l'arrêt de la ponte et la régression des caractères sexuels somatiques. La régénération des ganglions réséqués entraîne la reprise de l'activité génitale ; le clitellum devient à nouveau turgescent et les Vers déposent des cocons. L'auteur pense qu'aux cellu-

les *a* « pourrait être attribué le contrôle des caractères sexuels somatiques ; leur activité permettrait le maintien du clitellum indispensable à la formation du cocon ». L'ablation du collier nerveux périœsophagien (Herlant-Meewis, 1959) agit également sur la maturation des gamètes en bloquant les méioses. La régénération des centres nerveux s'accompagne de la reprise des processus méiotiques.

L'action directe de la neurosécrétion sur la sexualité vient d'être pleinement confirmée par Durchon et Schaller (1963) chez les Polychètes Néréidiens grâce aux méthodes de culture organotypique. Dans un ensemble de publications parues de 1951 à 1956, Durchon avait déjà démontré que, chez tous les Néréidiens, le cerveau exerçait une influence inhibitrice sur la maturation des éléments génitaux ; son ablation entraîne une maturité génitale précoce chez les mâles et parfois aussi chez les femelles.

Des parapodes prélevés sur un même individu de *Nereis diversicolor* sont mis en culture, soit isolément, soit associés à un prostomium. Dans le premier cas, « on observe les divisions de maturation dès le 4e jour de la culture : les spermatozoïdes sont émis par le pore néphridien dans un délai de 5 jours après le début de la mise en culture ».

Dans le second cas (association parapode-prostomium), « On constate que la présence de ce dernier suffit à prévenir la gamétogenèse précoce : après un mois, les spermatocytes ont gardé l'aspect qu'ils présentaient au moment de la mise en culture ».

Les résultats obtenus chez les Polychètes permettent de penser que les éléments neurosécréteurs des Oligochètes terricoles agissent aussi directement sur la sexualité. Il apparaît cependant, comme l'a déjà souligné Durchon (1961), que l'effet des neurohormones semble opposé dans les deux classes d'Annélides. Le facteur neurohumoral est inhibiteur chez les Polychètes Néréidiens ; il serait stimulateur chez les Oligochètes Lombriciens où l'absence de centres nerveux antérieurs bloque l'évolution des lignées germinales mâle et femelle.

3. — **Effets sur la régénération.**

Harms (1948) avait émis l'hypothèse d'une action humorale du cerveau favorable à la régénération. Cette hypothèse a été reprise par Hubl qui constate, après amputation dans la région postérieure, l'activation des cellules *b* et surtout des cellules *c* qui manifestent des signes d'hypersécrétion. L'action du cerveau s'exercerait par l'intermédiaire des cellules *u* du ganglion sous-œsophagien ; selon Hubl, ces éléments n'apparaîtraient qu'après amputation et conditionneraient le développement du régénérat caudal. Comme on l'a vu plus haut, Aros et Vigh ont contesté la relation entre les processus régénératifs et les cellules neurosécrétrices sous-œsophagiennes qu'on observe également chez des animaux intacts.

Les conclusions de Hubl tendaient à assigner aux sécrétions des centres nerveux antérieurs un rôle favorable à la régénération postérieure, comme l'est également celui des substances émises par les cellules cérébrales des Annélides Polychètes,

Dans ses recherches sur la neurosécrétion, Hubl n'a fait aucune distinction entre les espèces qui traversent des périodes de diapause : *A. terrestris* f. *longa*, par exemple et celles qui n'en subissent jamais : *L. terrestris* et *E. foetida*.

Chez *A. terrestris* f. *typica*, espèce qui régénère en diapause les segments postérieurs amputés, Michon (1962) a suivi l'évolution des éléments neurosécréteurs après ablation d'une partie de la région caudale (30 à 50 derniers segments suivant les cas) ; il constate : « Les ganglions cérébroïdes des animaux en cours de régénération de leur extrémité postérieure ne présentent plus les cellules de type *a* et *b* si nettes et si abondantes lorsque la diapause ne s'accompagne pas de régénération, ni la riche vascularisation constatée dans ce dernier cas ».

Chez *Eiseniella tetraedra* f. *typica*, Lombricien qui régénère les segments postérieurs amputés sans interrompre son activité, Michon, Maissiat et Angevain (1964) ont étudié les éléments neurosécréteurs des centres nerveux au cours de la régénération caudale. La régénération dépendrait de deux facteurs antagonistes, l'un inhibiteur sécrété par les cellules *b* du cerveau, l'autre stimulateur élaboré par des éléments du ganglion sous-œsophagien que Michon et ses collaborateurs assimilent aux cellules *u* de Hubl (les appelant cellules *U*).

Chapitre XVI.

DESCRIPTION DES CELLULES NEUROSÉCRÉTRICES D'*ALLOLOBOPHORA ICTERICA*.

Comme l'ont écrit Hubl et Herlant-Meewis, l'aspect histologique des centres nerveux varie suivant les saisons. Aussi, dans une première partie, je décrirai les images correspondant au « cerveau d'hiver » ; je signalerai ensuite les différences marquantes qui caractérisent le cerveau en période estivale. Pour l'examen histologique des centres nerveux, la région antérieure des *Allolobophora* (15 premiers segments) a été fixée au Bouin-Hollande, puis débitée en coupes sériées, épaisses de 7,5 µ et colorées par la fuchsine-paraldéhyde.

A. — « Cerveau d'hiver ».

J'ai choisi pour la description du « cerveau d'hiver » un lot d'*A. icterica* à maturité sexuelle récoltés le 21/11/62 à Tollevast, Manche. C'est, en effet, à la fin de l'automne et au cours de l'hiver que les ganglions cérébroïdes présentent les images les plus riches et les plus complètes, par conséquent tout à fait propices à la description des éléments neurosécréteurs (fig. 5).

Les neurones cérébraux d'*A. icterica* appartiennent aux types déjà décrits par les autres auteurs :

1. — **Cellules *a*.**

Très nombreuses, les cellules *a* sont localisées à la face postérieure des ganglions cérébroïdes où elles constituent deux calottes débordant latéralement et dorsalement. Ces éléments s'étagent à plu-

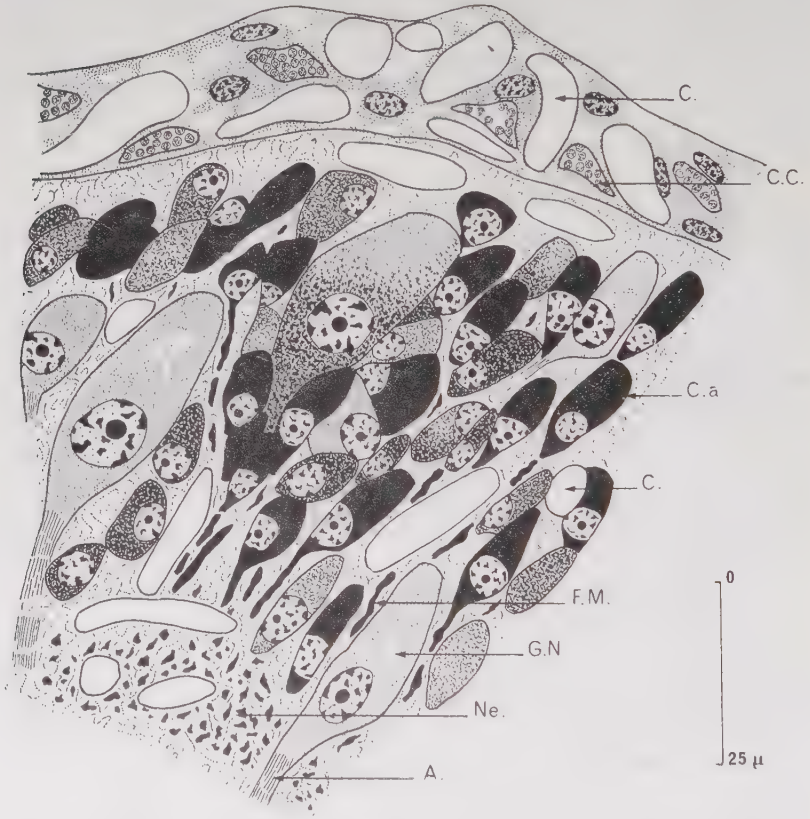


Fig. 5. — Coupe au niveau de la région postérieure d'un « cerveau d'hiver ». Les cellules *a* sont nombreuses, très chargées en sécrétat et dépourvues de vacuoles ; leurs prolongements se suivent aisément jusqu'au neuropilème où la neurosécrétion est abondante.

A., axone d'un gros neurone ; *C.*, capillaire ; *C. a*, cellule *a* ; *C. C.*, cellule capsulaire ; *F. M.*, fibre moniliforme ; *G. N.*, gros neurone ; *Ne.*, neurosécrétion.

sieurs niveaux : les uns superficiels, les autres plus profonds ; ils sont piriformes, le noyau se situant souvent dans la région la plus étroite de la cellule. L'axone, moniliforme, de calibre grêle, s'insinue entre les éléments neurosécréteurs et vient aboutir dans le neuropilème.

A l'automne et en hiver, la plupart des cellules *a* sont chargées en sécrétat se présentant comme une plage homogène dépourvue de vacuoles, qui se colore intensément en rouge violacé sous l'action de la fuchsine (Pl. XIV). La densité du neurosécrétat masque souvent le noyau ; le trajet de l'axone se suit aisément grâce aux granules de sécrétion qui circulent à son contact.

La moyenne des mesures effectuées sur 100 cellules de type *a* donne, pour ces éléments, une longueur de 16,7 µ (valeurs extrêmes : 13 et 23 µ) et un diamètre de 7,1 µ au niveau le plus large de la cellule (valeurs extrêmes : 5 et 10 µ). Le diamètre du noyau atteint 5,2 µ (valeurs extrêmes : 4,5 et 6,5 µ). Toutes les mesures ont été réalisées sur des cellules dessinées à la chambre claire ; seules ont été retenues les coupes intéressant la plus grande surface cellulaire et les sections circulaires des noyaux.

2. — Cellules *b*.

J'avais primitivement (1963, *a*) attribué au type *b* les petites cellules fusiformes situées en profondeur dans la région interne des ganglions cérébroïdes et alignées radiairement de la périphérie vers le neuropilème. Ces éléments, beaucoup moins fréquents que les précédents, sont fortement tassés les uns contre les autres ; ils se colorent moins vivement que les cellules *a* décrites plus haut et leurs réactions en fonction des traumatismes (amputation) sont peu accusées. Selon Aros et Vigh (1962, *a*), ils représentent seulement un stade évolutif des péricaryones *a*. Après avoir réexaminé de nombreuses coupes des ganglions cérébroïdes d'*A. icterica*, ma position est beaucoup moins affirmative qu'en 1963 et il me semble difficile d'attribuer avec certitude au type *b* les éléments décrits en 1963. L'étude de ces cellules, poursuivie actuellement, permettra sans doute de préciser si elles représentent un type morphologique distinct ou seulement un stade évolutif des cellules *a*.

3. — Les gros neurones.

Comme l'ont signalé plusieurs auteurs, Herlant-Meewis notamment, les gros neurones occupent une position fixe dans le cerveau ; rares à la périphérie, on les observe au niveau des assises les plus profondes des cellules *a* et au voisinage immédiat du neuropilème. Dorsalement et ventralement, ils occupent dans les ganglions cérébroïdes une position plus antérieure que les cellules *a*. Les gros neurones ont la même forme que les éléments *a*, mais ils sont beaucoup plus volumineux. Le noyau sphérique présente un gros nucléole, souvent un peu excentré ; la chromatine, peu abondante, forme des amas irréguliers autour du nucléole et à la périphérie du noyau (Pl. XIV).

Les gros neurones sécrètent des granules fuchsinophiles se groupant en petites plages et susceptibles d'envahir la totalité de la cellule qui ressemble alors à une cellule *a* ; la distinction entre les deux types d'éléments reste cependant aisée à cause de l'apparence du neurosécrétat (homogène dans les cellules *a*, granuleux dans les gros neurones) et, surtout, en raison de leur forte différence de taille.

La moyenne des mesures effectuées sur 40 gros neurones donne une longueur de 31,7 μ (valeurs extrêmes : 22 et 42 μ) et un diamètre de 12,2 μ (valeurs extrêmes : 7,5 et 21,5 μ) ; le diamètre du noyau s'élève à 7,9 μ (valeurs extrêmes : 6 et 11 μ), celui du nucléole à environ 2 μ.

En dehors des cellules neurosécrétrices, on observe de nombreux noyaux ovoïdes, de petite taille, avec un abondant réseau de chromatine en gros grains ; ces noyaux appartiennent aux cellules névrogliques étoilées dont les limites sont peu apparentes ; douées de propriétés sécrétrices, les cellules névrogliques élaborent de fins granules également fuchsinophiles.

Le cerveau possède une riche vascularisation. A partir du lacis de capillaires appliqué à la face postéro-dorsale des ganglions, on suit facilement la pénétration des capillaires à l'intérieur du cerveau ; ils s'insinuent entre les neurones et sont particulièrement abondants à la limite de l'écorce cellulaire et de la zone fibrillaire des ganglions cérébroïdes, au voisinage de la région où s'accumule le sécrétat des cellules *a*. Dans le « cerveau d'hiver », la région où aboutissent les axones des cellules *a* est toujours très chargée en petites plages de sécrétion vivement colorées par la fuchsine.

La capsule de tissu conjonctif qui entoure le cerveau est identique à celle décrite par Herlant-Meewis (1956) chez *Eisenia foetida* ; on y observe de très nombreux capillaires (qui pénètrent dans l'écorce cellulaire des ganglions cérébroïdes) et des cellules « capsulaires » volumineuses, bourrées de grosses inclusions fortement colorées par la fuchsine-paraldéhyde.

B. — « Cerveau d'été ».

J'ai examiné la structure du « cerveau d'été » sur des *A. icterica* à maturité sexuelle, récoltés dans la nature aux mois de Juillet et Août 1963 (fig. 6). Les différences essentielles par rapport aux images observées en hiver concernent les cellules *a*. Le nombre de cellules pleines de sécrétat est moins élevé, le produit élaboré moins dense ; sous l'effet de la fuchsine, les cellules se colorent en rouge et non en violet ; elles sont vacuolisées (Pl. XVII, 2). Le cytoplasme n'est cependant jamais criblé de vacuoles ; celles-ci restent disséminées et un granule bien colorable en occupe alors le centre. On retrouve toujours, dans le neuropilème, la zone d'accumulation caractéristique de la sécrétion des cellules *a*.

Selon Hubl (1953) et Herlant-Meewis (1956), les images offertes par le « cerveau d'hiver » correspondraient à un stockage de la neurosécrétion au moment de la période de repos sexuel ; la décharge du sécrétat, au printemps et en été, accompagnerait, au contraire, les manifestations de l'activité génitale : accouplement et ponte. Cette interprétation n'est sans doute pas valable pour toutes les espèces de

Lombriciens. Chez *A. icterica*, la période de reproduction intervient, en effet, de l'automne au début du printemps. Avel (1929) a fait la même constatation pour les gros *Allolobophora terrestris*.

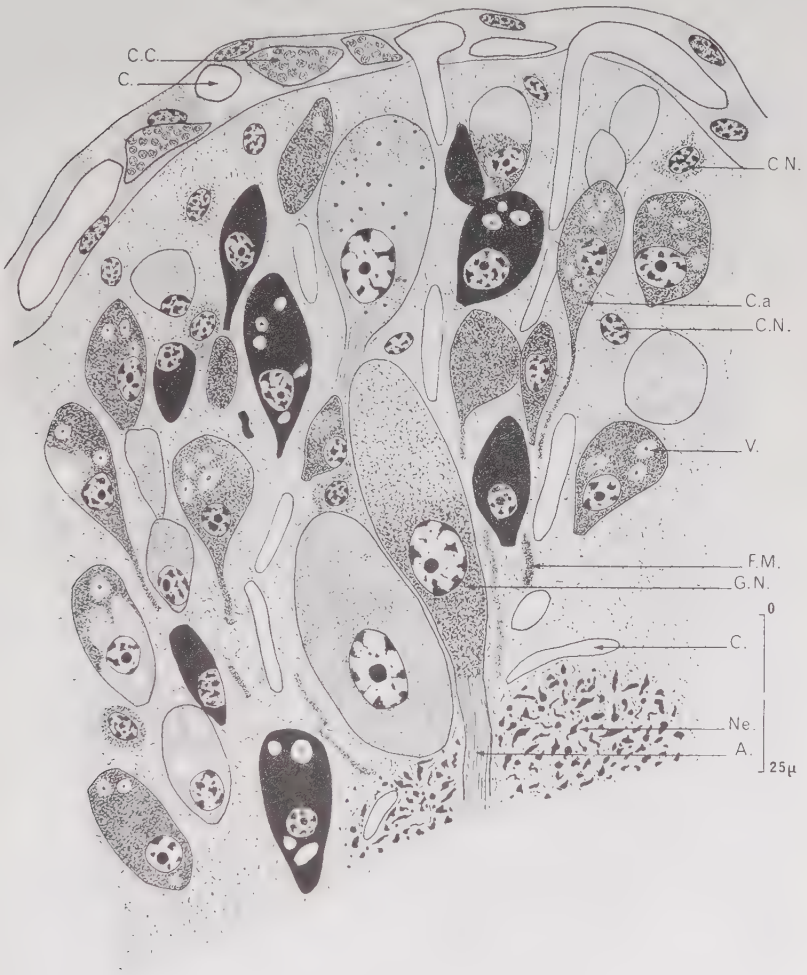


Fig. 6. — Coupe au niveau de la région postérieure d'un « cerveau d'été ». Les cellules *a* sont vacuolisées.

A., axone d'un gros neurone ; *C.*, capillaire ; *C. a*, cellule *a* ; *C. C.*, cellule capsulaire ; *C. N.*, cellule névroglique ; *F. M.*, fibre moniliforme ; *G. N.*, gros neurone ; *Ne.*, neurosécrétion ; *V.*, vacuole.

Depuis 1954, j'ai récolté de Novembre à Février des centaines d'*A. icterica* pourvus de caractères sexuels somatiques très développés. J'ai pu m'assurer, sur coupes histologiques sériées, que l'appareil génital de ces individus était en pleine activité ; fréquemment, j'ai

trouvé des Vers accouplés. Si le produit élaboré par les cellules *a* conditionne l'activité génitale, il faut alors admettre qu'il est également libéré en hiver au moment où les cellules *a* sont intensément chargées de sécrétat, dépourvues de vacuoles et où le neuropilème renferme en abondance leur produit d'élaboration.

En conclusion de cette description des éléments neurosécréteurs d'*Allolobophora icterica*, je me rallie, pour l'instant, à l'opinion d'Aros et Vigh qui admettent, chez *Lumbricus rubellus*, l'existence de deux types de cellules neurosécrétrices cérébrales :

1° Petites cellules foncées (assimilables aux cellules *a*) dont les axones moniliformes ne quittent pas le cerveau.

2° Grandes cellules claires (gros neurones) dont les prolongements s'engagent dans les connectifs péri-œsophagiens (1).

Chapitre XVII.

ÉVOLUTION DE LA NEUROSÉCRÉTION CÉRÉBRALE.

A. — Neurosécrétion et para-diapause.

Comme on l'a vu précédemment dans le chapitre IX, la dessiccation du milieu d'élevage provoque un état de para-diapause chez les individus entiers. La para-diapause a tous les caractères de la diapause décrite par de nombreux auteurs chez diverses espèces de *Lumbricidae* mais, alors que la réhydratation du milieu reste sans effet sur les animaux en diapause, elle entraîne régulièrement le « réveil » des *A. icterica* en para-diapause. J'ai pensé que la para-diapause pouvait s'accompagner de modifications au niveau des éléments neurosécréteurs et, dans cette perspective, j'ai étudié la neurosécrétion sur deux lots d'*A. icterica* :

Le premier (20 individus à maturité sexuelle) a été soumis à la dessiccation le 12/6/60 et fixé au début de la période de repos le 16/7/60.

Le second lot (40 individus également à maturité génitale) a été soumis à la dessiccation à partir du 20/5/63 ; les Vers se sont enroulés au début de Juillet ; 20 individus en para-diapause ont été fixés le 20/7/63. Les 20 autres, « réveillés » par réhydratation du milieu, ont été fixés le 29/7/63.

1. — Cas des *Allolobophora icterica* entiers en para-diapause.

La dessiccation progressive du milieu entraîne la vidange des cellules *a* à un degré plus ou moins poussé : certaines se vident complè-

(1) Les axones émis par les gros neurones ne s'engagent pas tous dans les connectifs péri-œsophagiens ; certains (d'après le travail réalisé par Ogawa en 1939 chez les *Megascolecidae*) suivent les nerfs cérébraux et innervent la région prostomiale.

tement (si toutefois on prend comme indice de vacuité l'absence de coloration par la fuchsine-paraldéhyde), d'autres conservent une plage réduite de sécrétat qui entoure le noyau. De petites vacuoles s'observent encore dans la plage de sécrétat ou même dans le cytoplasme des éléments qui se sont vidés en totalité. La sécrétion ne

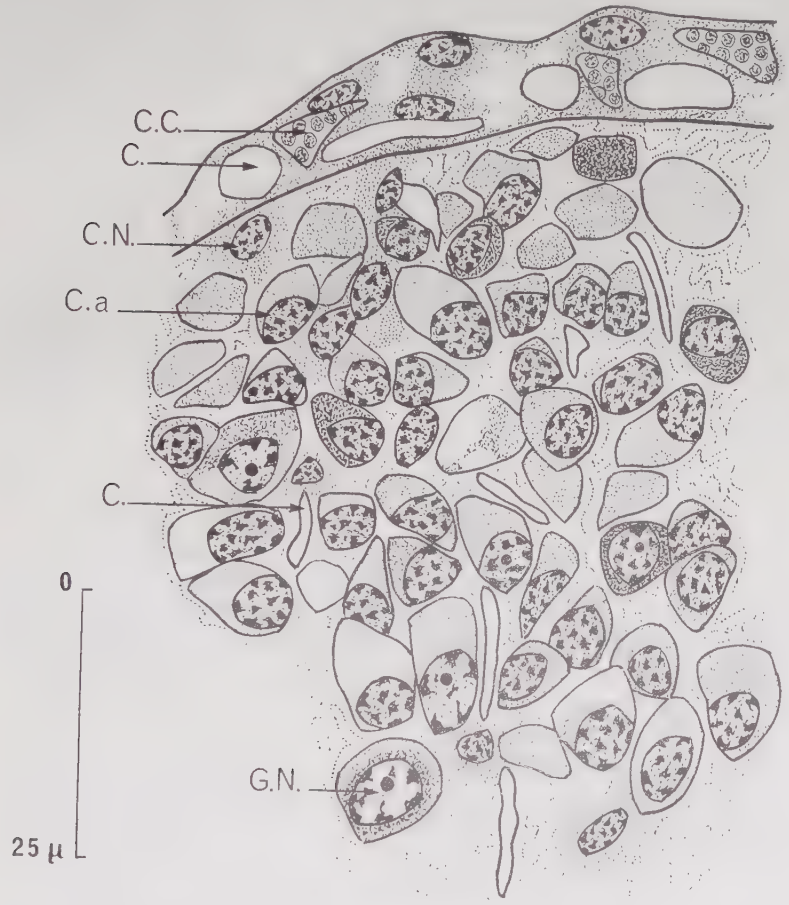


Fig. 7. — Coupe para-sagittale pratiquée au niveau de la région postérieure du cerveau d'un *A. icterica* en para-diapause. La section intéresse seulement l'écorce cellulaire du cerveau. Les cellules *a*, de taille réduite, sont peu chargées en sécrétat et « décollées » les unes des autres. Les capillaires sont peu apparents.

C., capillaire ; *C. a*, cellule *a* ; *C. C.*, cellule capsulaire ; *C. N.*, cellule névroglique ; *G. N.*, gros neurone.

s'écoule plus le long de l'axone et, corrélativement, elle disparaît presque en totalité du neuropilème (Pl. XV). A l'issue de cette phase de vidange, les cellules *a* semblent « décollées » les unes des autres (fig. 7) ; elles ne sont plus en étroite cohésion comme elles l'étaient dans le cer-

veau des Vers actifs. Le volume des noyaux est réduit ; le nucléole devient difficile ou même impossible à discerner. Les gros neurones subissent une évolution parallèle, la fuchsine n'y mettant plus en évidence la sécrétion granuleuse souvent abondante en période d'activité. Le cytoplasme des gros neurones est fréquemment criblé de vacuoles très fines, tout juste discernables aux plus forts grossissements.

Dans le lot d'individus enroulés, fixés le 20/7/63, la longueur moyenne des cellules *a* encore colorées par la fuchsine (établie à partir de 100 neurones) tombe à 11,6 μ (valeurs extrêmes observées : 8,5 et 16,5 μ), leur diamètre à 5,8 μ (valeurs extrêmes observées : 4 et 9 μ).

La para-diapause s'accompagne aussi de modifications au niveau de l'appareil circulatoire. Les capillaires intra-cérébraux diminuent de calibre ; leur trajet, à la limite des zones cellulaire et fibrillaire du cerveau, devient difficilement repérable.

2. — **Cas des *Allolobophora icterica* entiers « réveillés » par réhydratation du milieu d'élevage.**

Le milieu a été progressivement réhydraté à partir du 20/7/63 ; les Lombriciens, ayant tous repris leur activité le 25, ont été fixés le 29 après un jeûne de quatre jours nécessaire à l'évacuation de la terre contenue dans le tube digestif.

Les différences marquantes, par rapport aux individus du même lot fixés enroulés le 20/7/63, portent sur :

a) l'aspect des cellules *a* qui sont dépourvues de vacuoles.

b) la taille de la plage de sécrétion dont la longueur moyenne s'élève à 14,1 μ (valeurs extrêmes observées sur 100 cellules : 10,5 et 19 μ), la plus grande largeur atteignant 6,4 μ (valeurs extrêmes : 4 et 9 μ). Rappelons que les valeurs moyennes obtenues pour les *Allolobophora* en para-diapause étaient : 11,6 μ de longueur et 5,8 μ de diamètre.

Les cellules *a* des *A. icterica* sortis de para-diapause donnent des signes évidents de sécrétion : leurs noyaux sont plus volumineux que dans le cas des Vers enroulés, les nucléoles se discernant facilement.

Les gros neurones sont également touchés par cette reprise de l'activité sécrétrice ; sur presque tous les éléments de ce type, le cytoplasme, dépourvu de vacuoles, se colore en rose pâle par la fuchsine, ce qui révèle la présence du sécrétat granuleux caractéristique de ces neurones.

Chez les *A. icterica* « réveillés », les capillaires intra-cérébraux sont un peu plus apparents que chez les individus enroulés, sans toutefois qu'ils aient repris l'aspect observé habituellement chez les *Allolobophora* en pleine activité.

Les aspects successifs du cerveau que je viens de décrire rappellent, en moins accusé, les descriptions d'Aros et Bodnar (1960) chez *A. rosea* et d'Aros et Vigh (1962, *a*) chez *L. rubellus*. En plaçant les

Lombriciens sur du papier filtre, ces auteurs les ont soumis à des dessiccations brutales et très poussées ; ils ont alors observé une décharge intense au niveau des neurones cérébraux, qui se traduit par une forte vacuolisation suivie de la destruction des cellules neurosécrétrices fonctionnant alors suivant un mode holocrine. Quand les *L. rubellus* sont réhydratés, la neurosécrétion apparaît dans les cellules gliales qui acquièrent des propriétés sécrétrices et se substituent aux neurones précédemment détruits. Aros et Vigh soulignent que le fonctionnement holocrine des neurones cérébraux est rare dans les conditions naturelles où les stimuli n'atteignent pas une intensité suffisante ; dans la nature, la déshydratation du milieu s'effectuant progressivement et restant en général limitée, il n'y a plus destruction des cellules mais seulement décharge du produit élaboré dans les capillaires.

Ces dernières observations rappellent tout à fait ce qui se produit chez *A. icterica*. Après dessiccation lente et ménagée du milieu d'élevage, je n'ai observé ni figures de destruction cellulaire, ni phénomènes de pycnose ; on assiste seulement à une vidange partielle du sécrétat cérébral. L'appauvrissement du cerveau en neurosécrétion n'est sans doute pas lié uniquement à la dessiccation du milieu ; au fur et à mesure que celle-ci progresse, les *A. icterica* sont soumis à des conditions alimentaires de plus en plus précaires et il est normal d'envisager un ralentissement corrélatif de la sécrétion.

J'ai également examiné le cerveau des *Lumbricus festivus* et *rubellus* récoltés enroulés et immobiles dans la nature au cours des étés 1956 et 1959 (Saussey, 1960, *a*) et constaté une disparition presque complète du neurosécrétat cérébral, soit dans les cellules, soit dans le neuropilème. Les capillaires des centres nerveux antérieurs ne sont plus apparents.

Michon et Alaphilippe (1959) et Michon (1962) ont noté la persistance de la neurosécrétion au cours de la diapause d'*A. terrestris* f. *typica* et d'*A. chlorotica* entiers, avec prédominance des cellules de type *b*. Les différences observées entre *A. icterica* et les espèces précédentes tiennent peut-être à la dissemblance de leurs états de repos. La diapause d'*A. terrestris* f. *typica* et d'*A. chlorotica* ne peut être rompue artificiellement par une simple élévation de la teneur en eau du milieu d'élevage. Chez *A. icterica*, au contraire, la para-diapause peut être suspendue à n'importe quel moment par réhydratation du milieu et, à ce titre, doit être considérée comme un phénomène physiologique distinct de la diapause vraie, ce que confirme bien l'évolution différente des processus neurosécréteurs.

En résumé, l'entrée en para-diapause s'accompagne d'un ralentissement des processus neurosécréteurs succédant à une phase de décharge des neurones. La rupture de la para-diapause entraîne, au contraire, une reprise de l'activité sécrétoire des différents neurones. Il est encore impossible, actuellement, de préciser si la para-diapause

a une relation avec le ralentissement des processus neurosécréteurs ou si les deux phénomènes ont, tout simplement, une évolution dépendant d'un mécanisme commun.

B. — Influence du jeûne sur la neurosécrétion des *Allolobophora icterica* entiers et actifs.

Comme je l'ai déjà souligné, la dessiccation du milieu entraîne vraisemblablement chez les *Allolobophora* un jeûne partiel qui devient total pendant la para-diapause. Il paraît alors intéressant de rechercher quels sont les effets d'une simple inanition chez des animaux entiers, placés dans un milieu dont l'humidité, régulièrement entretenue, assure leur maintien en activité.

A cet effet, 20 *A. icterica* à maturité sexuelle ont été placés le 27/8/62, par lots de 4, dans des cristallisoirs de 500 ml remplis de sable fin dépourvu de matières organiques. Les Lombriciens sont restés dans ce milieu jusqu'au 2/5/63. Pendant la durée de l'expérience (248 jours), l'humidité du milieu d'élevage a été entretenue de façon régulière. Au moment de la fixation, le clitellum des *Allolobophora* avait subi une régression poussée mais jamais totale.

Des coupes histologiques sériées, pratiquées au niveau des centres nerveux, présentent alors un aspect bien particulier :

1° Au niveau des cellules *a* se manifeste une intense vacuolisation (fig. 8) ; les péricaryones, de taille réduite, sont criblés de vacuoles, ces vacuoles étant beaucoup plus importantes que celles observées dans les neurones des Vers en été. La zone d'accumulation de la neurosécrétion reste parsemée de granules fuchsinophiles qui sont, toutefois, moins abondants que chez les *A. icterica* qui s'alimentent normalement (Pl. XVI, 1).

Le jeûne prolongé réduit ainsi la faculté d'élaboration des cellules *a* (sans doute par appauvrissement du milieu intérieur en substances assimilables). La raréfaction du sécrétat dans les neurones n'équivaut pas, cependant, à un arrêt de la décharge des substances élaborées, la neurosécrétion circulant encore au contact des axones et s'accumulant dans le neuropilème.

2° La vascularisation intra-cérébrale est remarquable ; les capillaires, particulièrement dilatés, forment un réseau très dense aussi bien entre les éléments neurosécréteurs qu'au contact de la zone fibrillaire des ganglions.

3° Au niveau du ganglion sous-œsophagien, la vacuolisation des neurones est plus discrète. Le neurosécrétat reste dense dans de nombreuses cellules (Pl. XVI, 2).

L'étude des *A. icterica* soumis à une inanition totale et prolongée est particulièrement intéressante en raison de la vacuolisation qui apparaît dans les cellules neurosécrétrices cérébrales de type *a* ; il

est possible que la formation de nombreuses vacuoles traduise une altération du métabolisme et, dans cette hypothèse, on peut se demander si la vacuolisation plus discrète observée pendant l'été au moment où les cellules *a* sont moins chargées en neurosécrétat, ne serait pas, elle aussi, une légère manifestation d'un ralentissement des processus sécréteurs.

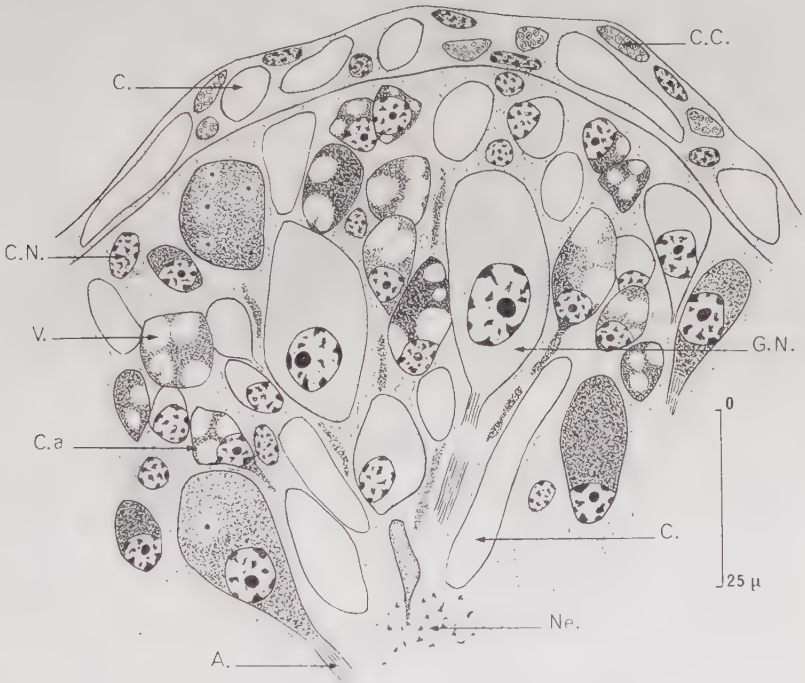


Fig. 8. — Coupe au niveau de la région postérieure du cerveau d'un *A. icterica* soumis à un jeûne prolongé. Les cellules *a*, de taille réduite, sont criblées de grosses vacuoles ; la neurosécrétion est peu abondante au niveau de sa zone habituelle d'accumulation. Noter l'importance de la vascularisation intra-cérébrale.

A., axone d'un gros neurone ; *C.*, capillaire ; *C. a*, cellule *a* ; *C. C.*, cellule capsulaire ; *C. N.*, cellule névroglique ; *G. N.*, gros neurone ; *Ne.*, neurosécrétion ; *V.*, vacuole.

L'aspect du cerveau qui vient d'être décrit, s'apparente aux images observées chez les *Allolobophora* en para-diapause en raison de la raréfaction de la neurosécrétion dans les cellules *a*. Il en diffère cependant par la vacuolisation intense affectant les éléments *a* et surtout par l'aspect des capillaires intra-cérébraux ; fortement dilatés chez les individus soumis à un jeûne prolongé mais dont l'activité n'a pas présenté d'interruption, les capillaires sont, au contraire, à peine discernables chez les *A. icterica* en para-diapause.

C. — Neurosécrétion et amputation caudale.

L'inhibition exercée par le cerveau sur la régénération caudale, nettement démontrée par les résultats expérimentaux, laisse supposer un contrôle neurohumoral des processus régénérateurs. Il est permis de penser qu'à la suite de l'amputation des modifications se manifestent au niveau des éléments neurosécréteurs cérébraux.

C'est pourquoi j'ai suivi l'évolution des cellules neurosécrétrices chez des *A. icterica* amputés dans la région caudale et placés, les uns en milieu humide, les autres en milieu soumis à une dessiccation lente et ménagée.

1. — En milieu humide.

10 *A. icterica* récoltés à Brix, Manche, porteurs de clitellums pleinement développés, ont été amputés le 20/7/63 au niveau de l'intersegment 80/81, puis mis en élevage dans un bloc de terre prélevé à la surface du sol avec sa couverture végétale ; ce bloc a été taillé de façon à pouvoir être logé dans un cristallisoir d'un litre couvert d'une soie à mailles fines. 10 témoins entiers, de même provenance et également à maturité sexuelle, ont été placés dans des conditions identiques.

Les *Allolobophora* amputés et témoins ont été maintenus à la température de 18-20°C pendant trois semaines, l'humidité du milieu étant entretenue à un taux élevé. Au moment de la fixation, les Vers amputés sont encore en activité, leur clitellum ayant déjà subi une forte régression ; le clitellum des témoins reste, au contraire, toujours proéminent. Les images observées au niveau du cerveau des *A. icterica* amputés sont typiques de la phase de décharge, plus ou moins poussée suivant les individus (Pl. XVII, 1). Parmi les cellules *a*, beaucoup sont déjà vides, la fuchsine n'y mettant en évidence aucune inclusion ; d'autres éléments sont en cours de vidange ainsi qu'en témoignent les petites vacuoles abondantes dans le cytoplasme. Des granules colorés circulent encore au contact des axones, mais, au niveau de la zone d'accumulation de la sécrétion dans le neuropilème, les inclusions fuchsinophiles sont très clairsemées. Le sécrétat persiste dans quelques cellules *a* où il garde un aspect homogène, prenant la teinte violette habituelle à ces éléments. Comme dans le cerveau des Vers enroulés après dessiccation du milieu, des espaces vides apparaissent entre les cellules.

Les gros neurones manifestent également des signes de décharge. La vascularisation des centres nerveux reste extrêmement nette ; les capillaires étant dilatés, leur trajet intra-cérébral se suit avec la plus grande facilité.

Les dimensions moyennes de la plage de sécrétion persistant dans certains éléments de type *a* sont : pour la longueur, 14,1 µ (extrêmes observés : 9 et 20 µ), pour la largeur, 6,5 µ (extrêmes observés : 4 et 9 µ).

Chez les témoins, on retrouve l'aspect typique du « cerveau d'été » : cellules *a* parsemées de quelques vacuoles, sécrétion en quantité notable dans le neuropilème (Pl. XVII. 2). Par rapport aux individus amputés, les témoins entiers ont un cerveau beaucoup plus riche en cellules colorées par la fuchsine (cellules *a* et gros neurones), la taille de la plage de sécrétion dans les péricaryones *a* se maintenant également à une valeur plus élevée : longueur 18,9 µ (extrêmes observés : 14 et 23 µ), diamètre, 8,1 µ (extrêmes observés : 5,5 et 13 µ).

Précisons que l'écart observé entre ces dernières valeurs et celles indiquées précédemment dans la description des cellules *a* tient sans doute aux provenances différentes des *A. icterica.* Dans le cas présent, les animaux ont été récoltés dans les sols podzoliques de Brix où ils atteignent une taille très supérieure à celle des individus provenant de Tollevast.

En résumé, dans la période qui suit l'amputation, la plupart des cellules *a* se vident. On aboutit finalement à un résultat voisin de celui observé chez les Vers entiers au début de la période de para-diapause, mais l'état du cerveau est variable d'un individu à l'autre ; dans le même laps de temps, la vidange des cellules *a* et des gros neurones s'effectue à des degrés divers suivant les individus, peut-être en relation avec le nombre de segments amputés qui diffère selon les cas.

2. — **En milieu soumis à une dessiccation lente et ménagée.**

42 *A. icterica,* à maturité sexuelle, ont été amputés le 24/10/62 au niveau de l'intersegment 80/81 et élevés par lots de 6 dans des cristallisoirs d'un litre remplis de terre et soumis à une lente dessiccation.

Un lot a été fixé chaque semaine, ce qui a permis de suivre l'évolution de la neurosécrétion ; elle est voisine de celle décrite ci-dessus et aboutit à une vidange des neurones cérébraux au moment où les *A. icterica* s'enroulent, certaines cellules se vidant en totalité, d'autres seulement en partie. Bien que chaque lot comporte un nombre d'individus trop peu élevé pour qu'on puisse en tirer une conclusion générale, les images offertes par le cerveau sont très homogènes d'un individu à l'autre et il semble que l'amputation et la dessiccation du milieu, en conjuguant leurs effets, assurent une disparition du sécrétat cérébral plus régulière que dans les cas où l'amputation caudale est seule en cause.

L'évolution des éléments neurosécréteurs des *A. icterica* amputés dans la région caudale et placés, soit en milieu humide, soit en milieu soumis à une dessiccation lente et ménagée, souligne *l'importance de la période qui s'intercale entre l'amputation et l'apparition du régénérat.* Cette période, préparatoire à la mise en place du blastème caudal, est caractérisée par des remaniements physiologiques profonds, l'un d'entre eux se traduisant par l'évacuation du sécrétat cérébral et le ralentissement des processus neurosécréteurs.

D. — La neurosécrétion au début de la diapause spontanée s'accompagnant de régénération.

L'ablation de nombreux segments postérieurs est suivie à plus ou moins longue échéance (trois à six semaines, suivant les cas) du remplacement des segments disparus dans la région caudale. Le développement du régénérat s'effectue au cours d'une phase de diapause qui débute au moment de la formation du blastème caudal.

J'ai examiné, dès le début de la diapause, le cerveau d'*A. icterica* amputés au milieu du corps, dont le régénérat commençait son évolution. J'ai choisi, pour cet examen, 20 individus provenant d'un élevage effectué à Tollevast dans des conditions naturelles contrôlées.

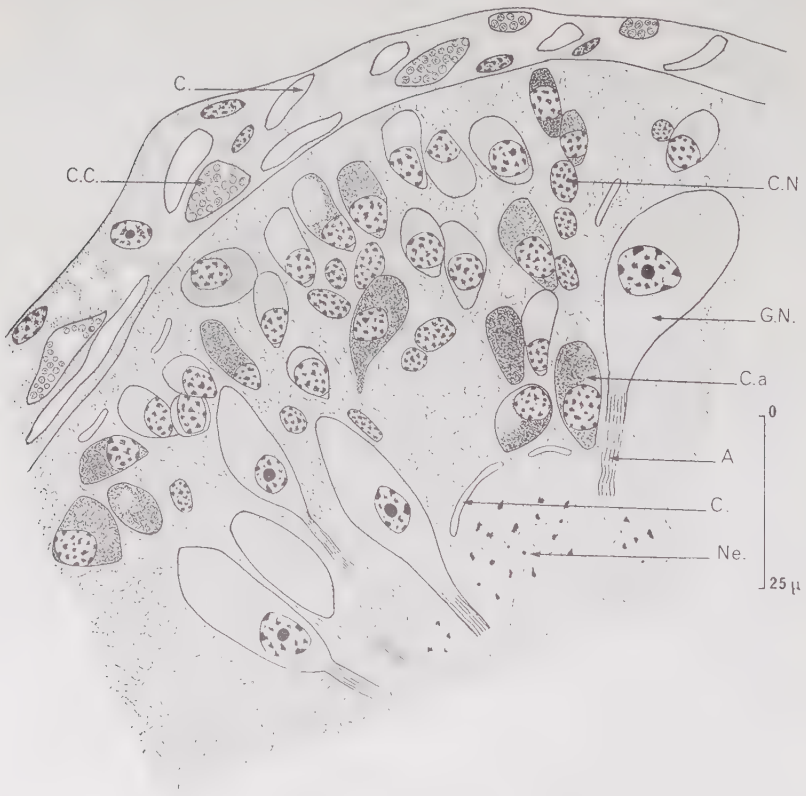


Fig. 9. — Coupe au niveau de la région postérieure du cerveau d'un *A. icterica* entré spontanément en diapause au moment de l'apparition du blastème de régénération caudale. Certaines cellules *a* sont vides, d'autres peu chargées en sécrétat ; leurs prolongements moniliformes ne se distinguent plus. La neurosécrétion est rare dans le neuropilème. La vascularisation intra-cérébrale est peu apparente.

A., axone d'un gros neurone ; *C.*, capillaire ; *C. a*, cellule *a* ; *C. C.*, cellule capsulaire ; *C. N.*, cellule névroglique ; *G. N.*, gros neurone ; *Ne.*, neurosécrétion.

260 *A. icterica* à maturité sexuelle (130 amputés au milieu du corps, 130 témoins entiers) ont été mis en élevage le 22/5/63. Au bout de 40 jours, le 30/6/63, j'ai trié les Vers en diapause et fixé les individus portant un régénérat tout juste discernable, qui venaient donc de s'enrouler. Il s'agissait ainsi d'animaux placés dans des conditions d'habitat et d'alimentation normales ; dans de telles conditions, l'évolution de la neurosécrétion ne saurait résulter, ni de carences alimentaires, ni de la teneur en eau du milieu qui a été entretenue à un taux élevé par des arrosages quotidiens.

Sur coupes histologiques sériées, les 20 cerveaux montrent des aspects *absolument identiques*. De nombreuses cellules *a* sont vides, les autres conservant autour du noyau une plage de sécrétion réduite et exempte de vacuoles (Pl. XVIII, 1). Le sécrétat ne s'engage pas le long de l'axone, les granules colorés par la fuchsine ayant presque disparu du neuropilème (fig. 9). La plupart des gros neurones sont vides. Dans les deux catégories d'éléments, la réduction du volume des noyaux et des nucléoles est très nette.

Enfin, détail important, les capillaires sont devenus peu apparents ; il est pratiquement impossible de suivre leur trajet à l'intérieur des ganglions cérébroïdes.

Il semble donc qu'après une phase de décharge succédant à l'amputation, les cellules neurosécrétrices cérébrales connaissent un ralentissement général de leurs fonctions.

Chez les témoins entiers, fixés en même temps que les Vers amputés, le volume des cellules *a* n'est pas modifié ; on retrouve l'aspect classique du « cerveau d'été », neurones actifs déversant leur sécrétion dans le neuropilème, le réseau vasculaire intra-cérébral persistant avec sa richesse habituelle.

E. — Conclusion.

Le parallélisme entre les résultats expérimentaux et les renseignements fournis par l'étude histologique permet d'envisager l'hypothèse d'une relation entre la neurosécrétion et la régénération caudale. L'expérimentation a en effet démontré que le cerveau joue un rôle inhibiteur dans les processus régénératifs, l'inhibition étant peut-être d'ordre neurohumoral.

Dans le cas d'ablation du cerveau, l'élément inhibiteur serait supprimé, ce qui expliquerait la rapidité et la régularité avec lesquelles la régénération se déroule.

Les résultats obtenus après ablation du ganglion sous-œsophagien et des premiers ganglions de la chaîne nerveuse (le cerveau restant en place) sont beaucoup moins marqués : la régénération intervient de manière asynchrone chez une fraction des individus opérés. L'excision du ganglion sous-œsophagien, interrompant les connexions entre le cerveau et la chaîne nerveuse et détruisant les vaisseaux sanguins accolés à cette chaîne, il aurait pu se produire un blocage de l'évacua-

tion du neurosécrétat cérébral. L'inhibition exercée par la neurosécrétion cérébrale sur le développement du régénérat se trouverait ainsi levée comme dans les cas d'ablation du cerveau. Or, les résultats expérimentaux infirment partiellement cette hypothèse : l'ablation du ganglion sous-œsophagien ne libère qu'en partie les potentialités régénératrices, une influence inhibitrice (d'origine cérébrale ?) continuant à s'exercer dans de nombreux cas.

Plusieurs auteurs ont vu dans le neurosécrétat sous-œsophagien un facteur stimulateur de la régénération caudale, localisant même les neurones qui élaboreraient ce facteur (cellules *u* de Hubl).

Chez *A. icterica*, après amputation au niveau de l'intersegment 80/81, j'ai signalé (1963, *a*) la persistance de la neurosécrétion sous-œsophagienne pendant toute la durée de la diapause concomitante de l'édification du régénérat, sans qu'il soit toutefois possible de préciser si le sécrétat est alors évacué ou, au contraire, stocké dans les neurones (Pl. XVIII, 2). En dépit de sa persistance au cours de la régénération, la neurosécrétion sous-œsophagienne ne paraît pas stimuler le développement des nouveaux segments ; l'expérimentation prouve, en effet, que les *Allolobophora* régénèrent normalement après excision de l'ensemble des centres nerveux antérieurs. Il se pourrait d'ailleurs que le ganglion sous-œsophagien exerce lui-même une influence inhibitrice sur les processus régénératifs puisqu'en milieu fortement imbibé d'eau, les Vers régénèrent beaucoup plus régulièrement si l'ablation porte sur l'ensemble du collier nerveux péri-œsophagien et non sur le cerveau seul.

Les *A. icterica* ayant subi une simple amputation caudale régénèreraient d'autant plus vite que la vidange du neurosécrétat serait plus avancée. La régénération se déroule de façon synchrone pour les individus d'un même lot, entrés en diapause à la suite d'une dessiccation du milieu d'élevage. Comme je l'ai déjà indiqué, la dessiccation du milieu accélère l'évacuation de la neurosécrétion cérébrale chez les individus amputés. Dans l'hypothèse où le neurosécrétat représente bien le facteur inhibiteur de la régénération caudale, son élimination régulière dans le temps rendrait compte de l'évolution synchrone des régénérats postérieurs.

En milieu humide, au contraire, l'évacuation du produit élaboré par les neurones cérébraux, n'étant plus déterminée que par l'amputation seule, se réalise plus ou moins rapidement suivant les individus, ce qui expliquerait bien pourquoi la régénération intervient dans des délais très variables à partir de la date d'amputation.

Les renseignements fournis par l'étude histologique sont ainsi en accord avec les résultats expérimentaux et semblent assigner à la neurosécrétion cérébrale une influence inhibitrice sur le développement du régénérat caudal. Il est vraisemblable que l'amputation de segments postérieurs entraîne une décharge du neurosécrétat cérébral, le blastème caudal apparaissant au moment où le débit neurosécrétoire tombe au-dessous d'un certain seuil.

Cependant, le mode d'action des neurohormones reste inconnu et il n'est pas encore possible de préciser si la neurosécrétion contrôlerait le développement du régénérat d'une manière directe, comparable à celle que Durchon et Schaller ont mise en évidence dans la gamétogenèse des Néréidiens ou, au contraire, si elle agirait par l'intermédiaire de relais (1).

Il resterait également à localiser, au niveau des neurones, la source des substances inhibitrices qui pourraient être élaborées aussi bien par les cellules *a* que par les gros neurones.

Les recherches récentes attribuent aux cellules *a* un contrôle de la sexualité où ces éléments neurosécréteurs auraient une fonction stimulatrice. L'antagonisme entre régénération et sexualité est maintenant un fait classique et *A. icterica* n'échappe pas à la règle : l'apparition du régénérat va de pair avec un blocage de la sexualité, susceptible de résulter de la vidange des cellules *a*.

Il est impossible de dire actuellement si les substances élaborées par les cellules *a* sont uniquement des hormones sexuelles, n'intervenant pas dans le mécanisme de la régénération postérieure ; mais, même dans cette éventualité, leur élimination, en provoquant la suspension de l'activité génitale, jouerait indirectement un rôle favorable vis-à-vis des processus régénératifs.

Il faut enfin envisager une action possible des substances émises par les gros neurones dont les effets se font sans doute sentir dans un domaine différent de celui où interviennent les cellules *a*.

CONCLUSION.

Après avoir été délaissée pendant une longue période, l'étude expérimentale de la biologie des Lombriciens connaît, depuis une dizaine d'années, un nouvel essor. Bien que les renseignements acquis dans ce domaine ne portent que sur un nombre d'espèces relativement limité, appartenant essentiellement aux genres *Lumbricus*, *Eisenia* et *Allolobophora*, ils révèlent une nette diversité de comportement chez des animaux qui ont pourtant entre eux de grandes affinités morphologiques.

(1) Au moment où je venais de terminer la rédaction de ce mémoire, Juberthie et Mestrov (1965) ont publié une nouvelle note relative à la régénération postérieure d'*Eophila pyrenaica*. Cette espèce se comporte comme *Allolobophora icterica* : des *Eophila* amputés simultanément de segments postérieurs et antérieurs (donc de centres nerveux antérieurs) régénèrent, en pseudo-diapause, la région caudale amputée. Juberthie et Mestrov attribuent à certaines cellules neurosécrétrices de la chaîne nerveuse ventrale, proches de la section postérieure, l'élaboration d'un facteur stimulant la régénération caudale. En fonction de ces résultats, on pourrait donc envisager que, chez des Vers ayant subi une simple amputation postérieure, la présence des centres nerveux antérieurs inhibe le fonctionnement des cellules neurosécrétrices de la chaîne nerveuse ventrale, susceptibles de stimuler le développement du régénérat caudal.

Jusqu'à présent, de nombreuses espèces n'ont encore fait l'objet d'aucune recherche approfondie ; plusieurs raisons expliquent cette lacune : rareté présumée de certains Lombriciens, incertitude sur leur position systématique, difficultés d'élevage, etc... Une grande partie des travaux détaillés porte essentiellement sur *Lumbricus terrestris* et *Eisenia foetida*. Or, cette dernière espèce est un représentant de la famille des *Lumbricidae* qu'on pourrait presque qualifier d'aberrant ; elle est en effet limitée à un biotope très particulier (fumiers, sols à très haute teneur en matières organiques) où règnent souvent des conditions climatiques exceptionnelles (température aux environs de 30° C dans le fumier) qui sont étrangères ou même néfastes à la majorité des Lombriciens. Mais, *Eisenia foetida* est une espèce cosmopolite (espèce pérégrine), très résistante, facile à élever et se reproduisant aussi bien en captivité que dans la nature ; ces multiples avantages en font un matériel expérimental recherché.

Aussi, pour avoir une vue assez générale de la biologie des Lombriciens, il apparaît de plus en plus nécessaire d'étendre les investigations à un nombre de *Lumbricidae* aussi élevé que possible.

Il faut enfin préciser que des problèmes biologiques comme celui de la diapause ne peuvent être abordés que chez certains Lombriciens désignés par Michon (1954) sous le terme d'amphodynames.

Le but essentiel de mon travail a consisté à entreprendre une étude de la diapause et de la régénération caudale. J'ai choisi comme matériel le Lombricien *Allolobophora icterica* (Sav.). Tous mes efforts ont porté sur cette espèce pour un certain nombre de raisons : *A. icterica*, bien qu'il ait été considéré comme extrêmement rare en dehors des Alpes valaisannes, abonde en populations à la fois très nombreuses et très denses dans les prairies naturelles du Cotentin. Disposant ainsi d'un matériel abondant, j'ai pu en entreprendre une révision anatomique détaillée qui a révélé le côté primitif de son organisation ; on pouvait donc espérer, à priori, que le comportement de cette espèce fournirait une sorte de modèle de la biologie des *Lumbricidae*.

A. icterica rentre dans le groupe des Lombriciens amphodynames, susceptibles de traverser, au cours de leur développement post-embryonnaire, des périodes d'immobilité. J'ai dû déterminer le type auquel se rattachait la suspension d'activité propre à cette espèce, ce qui m'a amené, dès le départ, à redéfinir, de façon aussi précise que possible, les termes de *quiescence* et de *diapause* employés par les auteurs précédents.

La *quiescence*, commune à tous les Lombriciens, résulte d'une dessiccation rapide et poussée du milieu ; elle s'accompagne donc d'une forte anhydrobiose mais, à condition que celle-ci ne dépasse pas certaines limites, elle est immédiatement réversible par absorption d'eau.

La *diapause*, chez les mêmes espèces, peut apparaître, soit spontanément, soit à la suite d'une dessiccation lente et ménagée du milieu. La diapause se traduit par l'enroulement individuel des Lom-

briciens à l'intérieur d'une petite logette mais ne s'accompagne pas d'une réduction de la teneur en eau de leurs tissus ; elle est donc bien différente de la quiescence. Dans les cas de diapause provoquée par dessiccation, l'animal enroulé reste insensible aux variations de l'humidité du milieu ; la rupture de la diapause intervient spontanément au bout d'un certain délai, variable suivant les espèces. La diapause s'accompagne du remplacement des segments disparus dans la région caudale.

L'analyse du comportement d'*A. icterica,* aussi bien dans les conditions naturelles qu'en élevage, démontre que la quiescence de cette espèce ne diffère pas de celle des autres Lombriciens. Il n'en va pas de même en ce qui concerne la diapause ; *c'est parce que différents états physiologiques peuvent se traduire extérieurement par les mêmes apparences que j'ai été amené à introduire dans ce domaine des notions entièrement nouvelles.*

Il est maintenant bien établi que, chez *A. icterica,* des causes très différentes, les unes d'ordre extérieur, les autres de nature interne, peuvent provoquer un état d'immobilité qui présente les apparences essentielles de la diapause. Les phases d'immobilité sont fonction de l'état physiologique des Vers ; elles se réalisent et évoluent différemment suivant que ceux-ci sont entiers ou amputés de segments postérieurs :

1° Dans le cas d'individus entiers, la dessiccation ménagée du milieu détermine une *para-diapause* mimant la diapause typique par de nombreux caractères (dont le maintien de la teneur en eau des Vers enroulés à sa valeur habituelle), mais qui en diffère par la possibilité d'un « réveil » dès que survient une réhydratation du milieu. Précisons bien qu'il ne s'agit pas d'un cas isolé, un comportement en tous points identique ayant été découvert tout récemment (1964) par Juberthie et Mestrov chez *Eophila pyrenaica.*

2° Le comportement d'individus amputés de segments postérieurs se révèle infiniment plus complexe. Lorsque l'amputation porte sur un nombre de segments élevé, les *A. icterica* s'enroulent spontanément et régénèrent. Il s'agit alors d'une *véritable diapause* qui semble régie, tant pour son installation que pour sa rupture, par l'évolution du régénérat.

En effet, l'enroulement des animaux amputés intervient au moment où le blastème caudal fait son apparition et la reprise de l'activité est conditionnée par la taille du régénérat.

Dans les cas d'amputation caudale peu importante, les *A. icterica* se maintiennent en activité comme les individus non lésés dans le territoire caudal. En réponse à une dessiccation ménagée du milieu, ils entrent en para-diapause ; *celle-ci évolue en diapause vraie* dès l'apparition du régénérat, la réhydratation du milieu ne provoquant jamais le « réveil » des individus en voie de régénération caudale.

Il est ainsi bien établi que des causes aussi diverses que la dessiccation du milieu ou l'amputation caudale entraînent l'une et l'autre un état d'immobilité qui s'apparente toujours et s'identifie même complètement, dans certains cas, à la diapause vraie. De ce fait, j'ai été amené à penser que les causes de l'enroulement, si diverses qu'elles fussent, déclenchaient un même mécanisme et que celui-ci pouvait être de nature nerveuse.

Cette hypothèse a été pleinement confirmée par mes recherches expérimentales : l'ablation des centres nerveux antérieurs (cerveau seul ou cerveau, ganglion-sous-œsophagien, premiers ganglions de la chaîne nerveuse ventrale) provoque régulièrement l'enroulement d'*A. icterica*. La rupture de cette *pseudo-diapause* intervient au moment où les centres nerveux et leurs connexions vasculaires sont régénérés.

Une particularité très importante identifie la pseudo-diapause à la diapause naturelle : elle s'accompagne régulièrement de la régénération des segments amputés dans la région caudale simultanément à l'ablation des centres nerveux antérieurs. La pseudo-diapause n'est pas particulière à *A. icterica* ; je l'ai également mise en évidence chez *A. terrestris* f. *typica* et f. *longa* et Gallissian (1963) l'a observée chez *Eophila dollfusi*.

Par la même occasion, j'ai démontré le rôle inhibiteur du cerveau dans les processus de régénération caudale. Les résultats acquis chez *A. icterica* sont en opposition avec ceux de Hubl (1956). Rappelons que, pour cet auteur, la présence du cerveau (dans les heures qui suivent l'amputation) est indispensable au développement du régénérat caudal. Cette contradiction entre mes résultats et ceux de Hubl pourrait s'expliquer, dans certains cas, par le niveau très postérieur auquel Hubl amputait les Lombriciens. Comme je l'ai observé chez *A. icterica*, l'ablation des dix derniers segments n'est suivie que très irrégulièrement de régénération. Il est plus difficile d'expliquer les résultats qu'Hubl a obtenus chez *Eisenia foetida*, cette espèce remplaçant régulièrement les segments amputés, même aux niveaux les plus postérieurs.

Plusieurs auteurs ont attribué au ganglion sous-œsophagien un rôle stimulateur de la régénération caudale. Cette opinion, émise en premier lieu par Hubl (1956) dans ses recherches sur *A. terrestris* f. *longa* et *E. foetida*, a été reprise par Michon, Maissiat et Angevain expérimentant sur *Eiseniella tetraedra* f. *typica*. Chez *A. icterica*, je puis affirmer que le ganglion sous-œsophagien et les premiers ganglions de la chaîne nerveuse ventrale ne sont nullement nécessaires au développement du régénérat postérieur ; ils paraissent même, dans certaines conditions, exercer une influence inhibitrice parallèle à celle du cerveau. Les expériences entreprises sur *E. foetida* indiquent que cette espèce est également capable de régénérer les segments postérieurs amputés après ablation simultanée des centres nerveux antérieurs (cerveau et ganglion sous-œsophagien).

Dans l'état actuel de nos connaissances, le contrôle inhibiteur exercé par les ganglions cérébroïdes sur la régénération caudale semble être de nature neurohumorale, son origine exacte, sa nature et son mode d'action restant à préciser. Comme chez les Néréidiens, les substances émises par les cellules neurosécrétrices des *Lumbricidae* paraissent exercer une action à la fois sur le soma et sur le germen, mais cette action s'exercerait de manière opposée dans les deux classes d'Annélides. Chez les Polychètes Néréidiens, les neurohormones inhibent la maturation génitale ; elles la stimuleraient chez les Oligochètes. Les phénomènes seraient inverses dans le domaine de la régénération caudale où les cellules neurosécrétrices cérébrales agiraient comme facteur stimulant chez les Néréidiens et inhibiteur chez les Lombriciens.

En fonction des résultats déjà acquis chez *A. icterica,* je me réserve d'étudier par la suite le problème de l'inhibition cérébrale des processus régénératifs afin de confirmer l'origine exacte du facteur inhibiteur et de préciser, si possible, sa nature et son mode d'action.

Une notion, non moins importante, se dégage de mon travail et mérite qu'on lui porte une attention toute particulière : c'est l'influence inhibitrice certaine que le régénérat exerce, au cours de son développement, sur l'activité des Lombriciens, vraisemblablement par l'intermédiaire des centres nerveux. L'étude de la relation entre le régénérat caudal et l'activité n'a été qu'amorcée ici. Des recherches actuellement en cours permettront, sans doute, d'en mieux connaître le mécanisme.

RÉSUMÉ.

L'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale a été entreprise chez le Lombricien *Allolobophora icterica* (Savigny). Cette espèce n'ayant fait, jusqu'à présent, l'objet d'aucune recherche détaillée, il est apparu indispensable de préciser, dès le départ, sa position systématique et les traits les plus marquants de son écologie.

Tous les exemplaires d'*A. icterica* que j'ai étudiés par des méthodes histologiques, ont une organisation très voisine, quelle que soit leur provenance (France, Suisse, Iles Anglo-Normandes, Iles Britanniques). *A. icterica*, Lombricien de taille réduite, dont le nombre de segments est presque toujours inférieur à 180, possède quatre paires de vésicules séminales et un nombre de spermathèques variable : quatre ou trois paires.

L'examen de populations différentes a permis de mettre en évidence la variabilité de certains caractères sexuels secondaires (tubercules de puberté, soies génitales) ou de l'appareil génital lui-même (réduction du nombre des spermathèques de quatre à trois paires). Dans le cas des spermathèques, toutes les étapes de l'évolution régressive de la première paire d'ampoules peuvent être discernées.

La position systématique de l'espèce *icterica* a fait l'objet de nombreuses controverses dans le passé, le Lombricien étant placé, tantôt dans le genre *Allolobophora* Eisen, tantôt dans le genre *Eophila* Rosa. Il ne semble pas possible, en fonction des connaissances taxonomiques acquises actuellement, de lui assigner une place certaine. Dans son récent essai de classification (1956), Omodeo en fait, avec quelque hésitation, un représentant du genre *Eophila* (Omodeo em). En dépit des motifs qui valident cette attribution et qui ont trait essentiellement au nombre et à la taille des spermathèques, l'appartenance de l'espèce *icterica* au genre *Eophila* tel que l'a défini Omodeo se heurte à un des principaux critères génériques : le nombre de segments qui doit être en général supérieur à 250, et, en tout cas, toujours supérieur à 180. Pour cette raison et pour d'autres motifs mineurs mais qui ont également leur importance, il m'a paru préférable de laisser l'espèce *icterica* dans le genre *Allolobophora*, en attendant que de plus amples renseignements permettent de lui assigner une place précise dans la famille des *Lumbricidae*.

A. icterica forme des populations d'une exceptionnelle densité dans les sols siliceux acides à texture fine du nord du département de la Manche. La structure grossière fréquemment observée dans les terrains avoisinant les rivages marins pourrait expliquer l'aversion du Lombricien pour ce type de sols d'où il est régulièrement absent. Cette préférence pour un milieu déterminé est peut-être l'indice d'un régime alimentaire particulier. *A. icterica* est en effet une espèce nettement géophage qui ingère un volume de particules minérales toujours plus élevé que les autres représentants du genre *Allolobophora* coexistant dans les mêmes prairies ; on comprend facilement, dans ces conditions, l'influence prépondérante que la texture des sols exerce sur sa répartition. Il est très vraisemblable qu'un ensemble de facteurs écologiques (pH, types de sols, teneur du milieu en matières organiques) détermine la curieuse distribution géographique de cet Oligochète.

L'étude du comportement que j'ai réalisée dans les conditions naturelles et expérimentales, démontre qu'*A. icterica* peut traverser des périodes d'immobilité pendant lesquelles les animaux sont enroulés à l'intérieur d'une

petite cavité creusée dans le sol. Les phases d'immobilité d'*A. icterica* ne sont pas toutes identiques et elles diffèrent assez sensiblement de celles qui ont été décrites chez d'autres espèces :

1° *Chez les* A. icterica *entiers.* — La dessiccation ménagée du milieu provoque l'installation d'une *para-diapause.* J'ai ainsi nommé cette phase d'immobilité parce qu'elle diffère de la *diapause* vraie par la possibilité d'une réactivation des Lombriciens enroulés dès que survient une réhydratation du milieu. Au cours de la para-diapause, la teneur en eau des individus enroulés ne subit pas de baisse sensible ; la para-diapause ne peut donc, en aucune façon, être assimilée à une quiescence, cette dernière s'accompagnant d'une forte anhydrobiose.

2° *Chez les* A. icterica *amputés de segments postérieurs.*

a) A partir d'un certain seuil thermique, *les Vers amputés de nombreux segments* entrent spontanément en diapause, même en milieu humide. La diapause débute au moment où le blastème de régénération caudale fait son apparition. Au cours de l'édification du régénérat, les *A. icterica* enroulés restent insensibles aux variations de l'humidité du milieu, la rupture de leur diapause intervenant spontanément au moment où le régénérat postérieur atteint une taille importante.

b) *Les Vers amputés d'un petit nombre de segments* s'enroulent, comme les individus entiers, à la suite d'une dessiccation ménagée du milieu mais leur para-diapause évolue en diapause vraie dès que le régénérat fait son apparition.

3° *Le mécanisme de l'enroulement paraît dépendre du système nerveux.* L'ablation du cerveau ou de l'ensemble des centres nerveux antérieurs déclenche une phase d'immobilité que j'ai appelée *pseudo-diapause* car elle mime la diapause typique. La pseudo-diapause persiste aussi longtemps que les ganglions réséqués n'ont pas régénéré ; comme la diapause vraie, elle s'accompagne du remplacement des segments amputés dans le territoire caudal. Pendant la pseudo-diapause, les processus spermatogénétiques sont bloqués.

L'étude de la reconstitution des segments postérieurs amputés révèle que les potentialités régénératrices varient selon divers facteurs, parmi lesquels :

— Les conditions de milieu (température, humidité).

— Le niveau d'amputation : la régénération est d'autant plus régulière que l'amputation porte sur un plus grand nombre de segments.

Des recherches approfondies ont été entreprises, plus particulièrement sur l'influence qu'exerce le système nerveux ; elles ont montré que :

1° Après ablation du cerveau et amputation caudale simultanées, la régénération postérieure se déroule rapidement pendant la pseudo-diapause consécutive à l'excision des ganglions cérébroïdes.

2° L'ablation du ganglion sous-œsophagien seul (le cerveau restant en place), bien qu'elle déclenche également une pseudo-diapause, ne s'accompagne pas de la régénération régulière des segments amputés dans le territoire caudal.

3° En milieu très fortement humidifié, la régénération postérieure s'effectue d'autant mieux et d'autant plus vite que l'ablation des centres nerveux antérieurs est plus importante.

L'influence exercée par les centres nerveux, tant sur l'activité et sur la régénération caudale que sur la gamétogenèse d'*A. icterica,* pourrait être d'ordre neurosécrétoire. L'examen histologique des ganglions cérébroïdes fournit les indications suivantes :

1° Les cellules neurosécrétrices cérébrales paraissent appartenir à deux types fondamentaux qui présentent des images différentes suivant les saisons.

2° L'activité neurosécrétrice s'affaiblit quand les *A. icterica* entrent en para-diapause à la suite d'une dessiccation du milieu et reprend au moment de la réactivation des Vers.

3° L'amputation caudale est suivie d'une décharge du neurosécrétat cérébral, la neurosécrétion ayant disparu en grande partie du cerveau au moment où le régénérat fait son apparition.

SUMMARY.

A study about « diapause » and posterior regeneration was carried out on the Lumbricid *Allolobophora icterica* (Savigny). As this species has not yet been, so far, the subject of any detailed observations, it seems essential to specify at once its systematic place and the most striking characters of its ecology.

All the specimens of *A. icterica* which I have studied with histological methods, have a very similar morphology, whatever their original land may be (France, Switzerland, Channel Islands, British Isles). *A. icterica* is a Lumbricid of small size, the segments of which are almost always less numerous than 180 ; it possesses four pairs of seminal vesicles and a variable number of spermathecae : four or three pairs.

An examination of different populations has enabled us to show the variability of some secondary sexual characters (tubercula pubertatis, genital setae) or of the reproductive system itself (reduction of the number of spermathecae from four pairs to three pairs). For spermathecae, all the stages of the regressive evolution of the first pair of ampullae can be observed.

The systematic place of the species *icterica* was the subject of numerous controversies in the past, the Lumbricid being placed, now in the genus *Allolobophora* Eisen, now in the genus *Eophila* Rosa. It does not seem it possible, in the light of present taxonomic knowledge, to give it a sure place. In his recent classification scheme (1956), Omodeo puts it, with some hesitation, in the genus *Eophila* (Omodeo em.). In spite of the reasons that support this claim and that are essentially related to the number and size of spermathecae, the attribution of the species *icterica* to the genus *Eophila*, as defined by Omodeo, does not fit with one of the most important generic criteria : the number of segments which must generally be superior to 250 and always, at least, to 180. For this reason and for other lesser ones which have yet some importance, I thought it better to leave species *icterica* in the genus *Allolobophora* till further informations enable us to assign it a more precise place in the family of *Lumbricidae*.

There are very numerous populations of *A. icterica* in fine-grained acid siliceous soils in the North of Manche department. The coarse grain often observed in nearshore lands could explain the Lumbricid's repulsion for this type of soil in which it is never seen. This preference for a definite environment is perhaps an indication of a particular nutrition. *A. icterica* is indeed a geophagous species which feeds on a volume of mineral particles always bigger than that required by other species of the genus *Allolobophora* living in the same meadows ; these conditions easily explain the prevailing influence of the soil-structure on its geographical distribution. It is probable that a group of ecological factors (pH, types of soils, amount of organic matters in the environment) determines the remarkable range of occurence of this Oligochaet.

The study of the way of living, which I have made in natural and experimental conditions, proves that *A. icterica* goes through periods of immobility during which this animal is coiled up in a little cavity dug in the soil. The phases of immobility of *A. icterica* are not all the same and they are fairly different from those which were described for other species :

1° *For non amputated* A. icterica. — The progressive drying of the environment brings about the appearance of a « *para-diapause* ». I call this phase of immobility « para-diapause », because it differs from true « *dia-*

pause » in the fact that a reviviscence of coiled Lumbricids occurs as soon as the environment is moistened again. During the « para-diapause », the amount of water in coiled animals does not show a perceptible fall ; the « para-diapause » may, in no manner, be taken for a quiescence, the latter being accompanied by an important anhydrobiosis.

2° *For* A. icterica *whose posterior segments have been cut off.*

a) Over a fixed thermic level, *worms deprived of several segments* spontaneously fall into « diapause », even in a wet environment. The « diapause » begins when the blastem of posterior regeneration appears. During the growth of the new segments, the coiled *A. icterica* are not sensitive to variations of moisture in their environment, the break of their « diapause » taking place spontaneously when the posterior new segments had become quite long.

b) *Worms deprived of few segments* coil up as non amputated individuals do after a slow desiccation of their environment, but their « para-diapause » evolves into a true « diapause » as soon as the new segments appear.

3° *The mechanism of coiling up seems to be controlled by the nervous system.* The removal of the brain or of all the anterior nervous centres starts a phase of immobility which I called « *pseudo-diapause* » because it mimics the typical « diapause ». The « pseudo-diapause » lasts as long as the sectioned ganglia are not regenerated ; as the last true « diapause », it is accompanied by the regeneration of amputated segments in the posterior region. During « pseudo-diapause », spermatogenetic processes are stopped.

The study of the regeneration of amputated posterior segments shows that the potentialities of regeneration change according to different factors, among which :

— The factors of the environment (temperature, hydratation).

— The place where the amputation has been made : the regeneration is all the more regular as a greater number of segments have been cut off.

Exhaustive researches were made, more particularly on the influence exerted by the nervous system ; they show that :

1° After the simultaneous removal of the brain and of the posterior segments, there is a quick posterior regeneration during the « pseudo-diapause » resulting from the removal of the cerebral ganglia.

2° The removal of the subesophageal ganglion only (the brain remaining in its place) although it also starts a « pseudo-diapause », is not followed by the regular regeneration of amputated segments in the posterior region.

3° In a very moist environment, the posterior regeneration is achieved all the better and all the more quickly as the removal of the anterior nervous centres is more important.

The influence of the nervous centres, as well on the activity and the posterior regeneration of *A. icterica*, as on the genesis of its reproductive cells might depend on neurosecretory cells. The histological study of the cerebral ganglia leads to the following conclusions :

1° Cerebral neurosecretory cells seem to belong to two fundamental types which show seasonal variations.

2° Neurosecretory activity becomes weaker with *A. icterica*, when they start their « para-diapause » through desiccation of the environment and it reappears with the reviviscence of the worms.

3° After a posterior amputation, there is a release of neurosecretion from the cerebral cells, which is greatly reduced as soon as the regeneration stump appears.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

Abeloos, M. et Avel, M., 1928. — Un cas de périodicité du pouvoir régénérateur : la régénération de la queue chez les Lombriciens *Allolobophora terrestris* et *A. caliginosa*. *C. R. Soc. Biol.*, **99**, pp. 737-738.

André, F., 1963. — Contribution à l'analyse expérimentale de la reproduction des Lombriciens. *Bull. Biol. France et Belgique*, **97**, pp. 3-101.

Aros, B. et Bodnar, E., 1960. — Histologische Untersuchungen über die neurohumorale Funktion von *Eisenia rosea* (Oligochaeta). *Symp. Biol. Hung.*, **1**, pp. 191-202.

Aros, B. et Vigh, B., 1961, *a*. — Neurosecretory changes in the nervous system of *Lumbricus rubellus* Hoffm. provoked by various experimental influences. *Acta Biol. Hung.*, **12**, pp. 87-98.

Aros, B. et Vigh, B., 1961, *b*. — Neurosecretory activity of the central and peripheral nervous system in the earthworm. *Acta Biol. Hung.*, **12**, pp. 169-186.

Aros, B. et Vigh, B., 1962, *a*. — Neurosecretion as a holocrine gland function in *Lumbricidae*. *Acta Biol. Hung.*, **13**, pp. 177-192.

Aros, B. et Vigh, B., 1962, *b*. — Regeneration of the neurosecretory system of the cerebral ganglion in the earthworm (*Lumbricus terrestris*). *Acta Biol. Hung.*, **13**, pp. 323-337.

Arrhenius, O., 1921. — Influence of soil reaction on earthworms. *Ecology*, **2**, pp. 255-257.

Avel, M., 1928. — Sur la diapause printanière et estivale de quelques Lombriciens. *Bull. Soc. Zool. France*, **53**, pp. 324-328.

Avel, M., 1929. — Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. *Bull. Biol. France et Belgique*, **63**, pp. 149-318.

Avel, M., 1959. — Classe des Annélides Oligochètes. Traité de Zoologie de P. P. Grassé, **5**, Masson et Cie, Paris, pp. 224-470.

Baltzer, R., 1956. — Die Regenwürmer Westfalens. Eine tiergeographische, ökologische und sinnesphysiologische Untersuchung. *Zool. Jb. Syst.*, **84**, pp. 355-414.

Bartoli, P., 1963. — Le genre *Eophila* (*Lumbricidae*) en Provence. *Vie et Milieu*, **14**, pp. 619-628.

Beddard, F., 1892. — Note upon the Encystment of *Aeolosoma*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 6. 9, pp. 12-19.

Bliss, D. E., 1956. — Neurosecretion and the control of growth in a decapod crustacean. *Hanström Festschrift*, Lund, pp. 56-75.

Bliss, D. E., 1962. — Neuroendocrine control of locomotor activity in the land crab *Gecarcinus lateralis*. *Mem. Soc. Endocrinol.*, N° 12, pp. 391-440.

Bodenheimer, F. S., 1935. — Soil conditions which limit earthworm distribution. *Zoogeographica*, **2**, pp. 572-578.

Bornebusch, C. H., 1930. — The fauna of the forest soil. *Forstl. Forsoksv. Dan.*, **11**, pp. 1-224.

Boulot, M. et Gallissian, A., 1960. — Diapauses spontanée et provoquée chez le Lumbricide *Eophila dollfusi* Tétry. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **250**, pp. 3403-3404.

Bretscher, K., 1899. — Beitrag zur Kenntnis der Oligochaeten - Fauna der Schweiz. *Rev. Suisse Zool.*, **6**, pp. 369-426.

Bretscher, K., 1902. — Beobachtungen über die Oligochaeten der Schweiz. VI. *Rev. Suisse Zool.*, **10**, pp. 1-29.

Casanova, R., 1955. — Influence du prostomium sur la régénération caudale chez *Platynereis massiliensis* (Moquin-Tandon). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 240. pp. 1814-1816.

Cernosvitov, L., 1927. — Die Selbstbefruchtung bei den Oligochaeten. *Biol. Zentralbl.*, 47, pp. 587-595.

Cernosvitov, L., 1942. — Revision of Friend's types and description of British Oligochaeta. *Proc. Zool. Soc. London*, Ser. B, 111, pp. 237-280.

Cernosvitov, L. et Evans, A. C., 1947. — *Lumbricidae* (Annelida). Linn. Soc. London Synopses of British Fauna, N° 6, 36 p.

Clark, R. B. et Clark, M. E., 1959. — Role of the supra-œsophageal ganglion during the early stages of caudal regeneration in some errant Polychaetes. *Nature*, 183, pp. 1834-1835.

Clark, R. B. et Bonney, D. G., 1960. — Influence of the supra-œsophageal ganglion on posterior regeneration in *Nereis diversicolor*. *J. Embryol. exp. Morph.*, 8, pp. 112-118.

Cognetti de Martiis, L., 1905. — Lombrichi di Liguria. *Ann. Mus. Stor. Nat. Genova*, Ser. 3, 2, pp. 102-127.

Cognetti de Martiis, L., 1931. — Catalogo dei Lumbricidi. *Arch. Zool. Ital.*, 15, pp. 371-443.

Cuénot, L., 1936. — *L'Espèce*. Doin et Cie, Paris, 310 p.

Cuvier, G., 1826. — Analyse des travaux de l'Académie royale des Sciences pendant l'année 1821, partie physique. *Mém. Acad. R. Sci. Inst. France*, 5, pp. 176-184.

Darwin, C., 1881. — *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms, with observations on their habits*. John Murray et Co., London, 326 p.

Dehorne, L., 1916. — Les Naïdimorphes et leur reproduction asexuée. *Arch. Zool. exp. gén.*, 56, pp. 25-157.

Duchaufour, P., 1960. — *Précis de Pédologie*. Masson et Cie, Paris, 438 p.

Dugès, M., 1837. — Nouvelles observations sur la zoologie et l'anatomie des Annélides abranches sétigères. *Ann. Sci. Nat.*, Zool., 2e série, 8, pp. 15-35.

Durchon, M. et Lafon, M., 1951. — Quelques données biochimiques sur les Annélides. *Ann. Sci. Nat.*, Zool., 11e série, 13, pp. 427-452.

Durchon, M., 1951. — L'ablation du prostomium provoque, chez les Néréidiens, la maturation précoce des produits génitaux mâles. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 232, pp. 442-443.

Durchon, M., 1952. — Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes : l'épitoquie et la stolonisation. *Ann. Sci. Nat.*, Zool., 11e série, 14, pp. 119-206.

Durchon, M., 1956, *a*. — Rôle du cerveau dans la maturation génitale et le déclenchement de l'épitoquie chez les Néréidiens. *Ann. Sci. Nat.*, Zool., 11e série, 18, pp. 269-273.

Durchon, M., 1956, *b*. — Influence du cerveau sur les processus de régénération caudale chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). *Arch. Zool. exp. gén.*, 94, Notes et Revue, pp. 1-9.

Durchon, M., 1961. — Déterminismes endocrines dans la croissance et l'activité génitale chez les Annélides. *Bull. Soc. Zool. France*, 86, pp. 547-568.

Durchon, M. et Marcel, R., 1962. — Influence du cerveau sur la régénération postérieure chez *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Annélide Polychète). *C. R. Soc. Biol.*, 156, pp. 661-663.

Durchon, M. et Schaller, F., 1963. — Application de la méthode de culture organotypique aux recherches endocrinologiques chez les Annélides Polychètes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 256, pp. 5615-5617.

Evans, A. C., 1946. — Distribution of number of segments in earthworms and its significance. *Nature*, 158, pp. 98-99.

Evans, A. C., 1947. — A method of studying the Burrowing Activities of Earthworms. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 11, 14, pp. 643-650.

Evans, A. C., 1948. — The identity of Earthworms stored by Moles. *Proc. Zool. Soc. London*, 118, pp. 356-359.

Evans, A. C. et Guild, W. J. McL., 1947. — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. I. Biological studies in the field. *Ann. appl. Biol.*, 34, pp. 307-330.

Evans, A. C. et Guild, W. J. McL., 1948. — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. V. Field populations. *Ann. appl. Biol.*, 35, pp. 485-493.

Fitzinger, L., 1833. — Beobachtungen über die Lumbrici. *Isis*, L. Oken, Leipzig, 4, 5, 6, pp. 549-553.

Focke, F., 1930. — Experimente und Beobachtungen über die Biologie des Regenwurms, unter besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Raumorientierung. *Ztschr. wiss. Zool.*, 136, pp. 376-421.

Friedländer, B., 1894. — Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. *Pflügers Arch.*, 58, pp. 168-206.

Friend, H., 1913. — Some Jersey Oligochaets. *Zoologist*, Ser. 4, 17, pp. 456-464.

Friend, H., 1923. — *British Earthworms and how to Identify Them*. London.

Gabe, M., 1953. — Quelques applications de la coloration par la fuchsine-paraldéhyde. *Bull. Micr. Appl. Paris*, 3, pp. 153-162.

Gallissian, A., 1963. — Action des ganglions cérébroïdes sur la diapause et la régénération d'*Eophila dollfusi* Tétry (Lumbricide). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 256, pp. 1158-1159.

Gates, G. E., 1941. — Further notes on regeneration in a tropical earthworm *Perionyx excavatus* E. Perrier, 1872. *J. exp. Zool.*, 88, pp. 161-185.

Gates, G. E., 1948. — On segment formation in normal and regenerative growth of earthworms. *Growth*, 12, pp. 165-180.

Gates, G. E., 1950. — Regeneration in an earthworm, *Eisenia foetida* (Savigny) 1826. III. Regeneration from simultaneous anterior and posterior transections. *Biol. Bull.*, 99, pp. 425-438.

Gates, G. E., 1957. — Contributions to a revision of the earthworm family *Lumbricidae*. I. *Allolobophora limicola*. *Breviora*, N° 81, pp. 1-14.

Gates, G. E., 1958. — On endemicity of earthworms in the British Isles with notes on nomenclature, taxonomy and biology (Oligochaeta : *Lumbricidae*). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 13, 1, pp. 33-44.

Gates, G. E., 1961. — Ecology of some earthworms with special reference to seasonal activity. *Amer. Midl. Nat.*, 66, pp. 61-86.

Graff, O., 1953. — Die Regenwürmer Deutschlands. Schriftenreihe der Forschungsanstalt f. Landwirtschaft, Braunschweig-Volkenrode, 7, 81 p.

Graff, O., 1957. — De Lumbricidis quibusdam in Lusitania habitantibus. *Agronomia Lusitana*, 4, pp. 299-305.

Grant, W. C. Jr., 1955. — Studies on moisture relationships in earthworms. *Ecology*, 36, pp. 400-407.

Guild, W. J. McL., 1948. — Studies on the relationships between earthworms and soil fertility. III. The effect of soil type on the structure of earthworm populations. *Ann. appl. Biol.*, 35, pp. 181-192.

Guild, W. J. McL., 1951. — The distribution and population density of earthworms (*Lumbricidae*) in Scottish pasture fields. *J. anim. Ecol.*, 20, pp. 88-97.

Harker, J. E., 1960. — Internal factors controlling the sub-œsophageal ganglion neurosecretory cycle in *Periplaneta americana* L. *J. exp. Biol.*, 37, pp. 164-170.

Harms, W., 1912. — Ueberpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. I. Mitteilung Versuche an Lumbriciden. *Arch. Entw. Mech.*, 34, pp. 90-130.

Harms, W. R., 1948. — Über ein inkretorisches Cerebralorgan bei Lumbriciden sowie Beschreibung eines verwandten Organs bei drei neuen *Lycastis* Arten. *Arch. Entw. Mech.*, 143, pp. 332-346.

Hauenschild, C., 1960. — Abhängigkeit der Regenerationsleitung von der inneren Sekretion im Prostomium bei *Platynereis dumerilii*. *Zeit. f. Naturforsch.*, **15** b, pp. 52-55.

Henry, E., 1900. — Les Vers de terre en forêt. *Bull. Soc. Sc. Nancy*, 3e série, N° **2**, pp. 23-34.

Herlant-Meewis, H., 1950. — Cyst-formation in *Aeolosoma hemprichi* (Ehr.). *Biol. Bull.*, **99**, pp. 173-180.

Herlant-Meewis, H., 1951. — Enkystement chez les Oligochètes *Aeolosomatidae*. *Rev. Canad. Biol.*, **9**, pp. 429-449.

Herlant-Meewis, H., 1955. — Neurosécrétion chez les Oligochètes. *Bull. Ac. R. Belg.*, classe Sci., 5e série, **41**, pp. 500-508.

Herlant-Meewis, H., 1956. — Croissance et neurosécrétion chez *Eisenia foetida* (Sav.). *Ann. Sci. Nat.*, Zool., 11e série, **18**, pp. 185-198.

Herlant-Meewis, H., 1956-1957. — Reproduction et neurosécrétion chez *Eisenia foetida* Sav. *Ann. Soc. R. Zool. Belgique*, **87**, pp. 151-183.

Herlant-Meewis, H., 1958-1959. — Evolution des caractères sexuels au cours de la croissance et de la reproduction chez *Eisenia foetida*. *Ann. Soc. R. Zool. Belgique*, **89**, pp. 281-336.

Herlant-Meewis, H., 1959. — Phénomènes neuro-sécrétoires et sexualité chez *Eisenia foetida*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **248**, pp. 1405-1407.

Herlant-Meewis, H. et Van Damme, N., 1962. — Phénomènes neurosécrétoires chez *Nereis diversicolor* et *Eisenia foetida*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **255**, pp. 2291-2293.

Hubl, H., 1953. — Die inkretorischen Zellelemente im Gehirn der Lumbriciden. *Arch. Entw. Mech.*, **146**, pp. 421-432.

Hubl, H., 1956. — Über die Beziehungen der Neurosekretion zum Regenerationsgeschehen bei Lumbriciden nebst Beschreibung eines neuartigen neurosekretorischen Zelltyps im Unterschlundganglion. *Arch. Entw. Mech.*, **149**, pp. 73-87.

Janzen, R., 1931. — Beiträge zur Nervenphysiologie der Oligochäten. *Zool. Jahrb. Physiol.*, **50**, pp. 51-150.

Jeanson-Luusinang, C., 1961. — Sur une méthode d'étude du comportement de la faune du sol et de sa contribution à la pédogenèse. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **253**, pp. 2571-2573.

Jefferson, P., 1955. — Studies on the earthworms of turf. *J. Sports Turf Res. Inst.*, **9**, pp. 6-27.

Jefferson, P., 1956. — Studies on the earthworms of turf. *J. Sports Turf Res. Inst.*, **9**, pp. 166-179.

Jefferson, P., 1958. — Studies on the earthworms of turf. *J. Sports Turf Res. Inst.*, **9**, pp. 437-452.

Joly, R., 1962. — Les glandes cérébrales, organes inhibiteurs de la mue chez les Myriapodes Chilopodes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **254**, pp. 1679-1681.

Juberthie, C. et Mestrov, M., 1964. — Influence de la teneur en eau des sédiments argileux d'une grotte sur la mise en logette et la régénération postérieure d'*Eophila pyrenaica* (Oligochètes, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **259**, pp. 3862-3864.

Juberthie, C. et Mestrov, M., 1965. — Régénération postérieure en milieu humide et activité neurosécrétrice de la chaîne nerveuse chez *Eophila pyrenaica* (Oligochètes, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **260**, pp. 991-994.

Kollmansperger, F., 1955. — Über Rhythmen bei Lumbriciden. *Decheniana*, **108**, pp. 81-92.

Kopenhaver, M. E., 1937. — Water absorbing properties of Oligochaete tissues. *Anat. Rec.*, **67**, pp. 55-56.

Korschelt, E., 1914. — Ueber Transplantationsversuche, Ruhezuztände und Lebensdauer der Lumbriciden. *Zool. An-.*, **43**, pp. 537-555.

Korschelt, E., 1925. — Ueber Ruhezuztände der Regenwürmer. *Zool. Anz.*, **64**, pp. 53-55.

Laverack, M. S., 1963. — *The physiology of earthworms*. Pergamon Press, Oxford, 206 p.

Liebmann, E., 1942. — The correlation between sexual reproduction and regeneration in a series of Oligochaeta. *J. exp. Zool.*, 91, pp. 373-389.

Lunt, H. A. et Jacobson, H. G. M., 1944. — The chemical composition of earthworm casts. *Soil Science*, 58, pp. 367-376.

Maluf, N. S. R., 1939. — The volume and osmoregulative functions of the alimentary tract of the earthworm (*Lumbricus terrestris*) and the absorption of chlorid from freshwater by this animal. *Zool. Jahrb. Physiol.*, 59, pp. 535-552.

Michaelsen, W., 1900. — Die Lumbriciden-Fauna Nordamerikas. *Abh. Nat. Ver. Hamburg*, 16, pp. 3-22.

Michaelsen, W., 1903. — *Die geographische Verbreitung der Oligochaeten.* Berlin, 186 p.

Michaelsen, W., 1931. — Die Oligochaeten Belgiens. *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belgique*, 7, pp. 1-10.

Michel, A., 1898. — Recherches sur la régénération chez les Annélides. *Bull. Sci. France et Belgique*, 31, pp. 245-420.

Michon, J., 1949. — Influence de la dessiccation sur la diapause des Lombriciens. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 228, pp. 1455-1456.

Michon, J., 1954. — *Contribution expérimentale à l'étude de la Biologie des* Lumbricidae. *Les variations pondérales au cours des différentes modalités du développement postembryonnaire.* Thèse de Doctorat, Poitiers, 192 p.

Michon, J. et Alaphilippe, F., 1959. — Contribution à l'étude de la neuro-sécrétion chez les *Lumbricidae*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 249, pp. 835-837.

Michon, J., 1962. — La neurosécrétion pendant la régénération postérieure chez *Allolobophora terrestris* f. *typica*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 255, pp. 3253-3254.

Michon, J. Maissiat, J. et Angevain, A., 1964. — Contribution à l'étude de la neurosécrétion chez le Lumbricien *Eiseniella tetraedra* f. *typica*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 259, pp. 1248-1249.

Moment, G. B., 1946. — A study of growth limitation in earthworms. *J. exp. Zool.*, 103, pp. 487-506.

Moment, G. B., 1949. — On the relation between growth in length, the formation of new segments, and electric potential in an earthworm. *J. exp. Zool.*, 112, pp. 1-12.

Moment, G. B., 1950. — A contribution to the anatomy of growth in earthworms. *J. Morph.*, 86, pp. 59-72.

Moment, G. B., 1953, *a*. — The relation of body level, temperature, and nutrition to regenerative growth. *Physiol. Zool.*, 26, pp. 108-117.

Moment, G. B., 1953, *b*. — On the way a common earthworm, *Eisenia foetida*, grows in length. *J. Morph.*, 93, pp. 489-507.

Moore, B., 1922. — Earthworms and soil reaction. *Ecology*, 3, pp. 347-348.

Mrazek, A., 1913. — Enzystierung bei einem Süsswasseroligochaeten. *Biol. Zentralbl.*, 33, pp. 658-666.

Ogawa, F., 1939. — The nervous system of earthworm (*Pheretima communissima*) in different ages. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, 4th ser., 13, pp. 395-488.

Olson, H. W., 1928. — The earthworms of Ohio. *Ohio Biol. Surv. Bull.*, 17, pp. 47-90.

Omodeo, P., 1948. — Il letargo nei Lombrichi. *Boll. Zool. Torino*, 15, pp. 11-18.

Omodeo, P., 1952. — Particolarita della Zoogeografia dei Lombrichi. *Boll. Zool. Ital.*, 19, pp. 349-369.

Omodeo, P., 1956. — Contributo alla revisione dei *Lumbricidae*. *Arch. Zool. Ital.*, 41, pp. 129-213.

Omodeo, P., 1961. — Oligocheti della Francia meridionale e di localita limitrofe. *Mem. Mus. Civ. Stor. Nat. Verona*, 9, pp. 67-95.

Phillips, E. F., 1923. — Earthworms, plants, and soil reactions. *Ecology*, 4, pp. 89-90.

Piguet, E. et Bretscher, K., 1913. — Oligochètes, in Catalogue des Invertébrés de la Suisse, fasc. 7, Genève.

Plisko, J. D., 1961. — Analyse der Materialen von Regenwürmern (*Lumbricidae*) aus den Magazinen eines Maulwurfs (*Talpa europaea* L.). *Fragmenta faunistica*, Varsovie, 9, pp. 61-73.

Pop, V., 1941. — Zur Phylogenie und Systematik der Lumbriciden. *Zool. Jahrb. Syst.*, 74, pp. 487-522.

Puh, P. C., 1941. — Beneficial influence of earthworms on some chemical properties of the soil. *Sci. Soc. China, Biol. Lab. Contrib., Zool. Ser.*, 15, pp. 147-155.

Puytorac, P. de et Mauret, P., 1956. — Détermination de certaines des conditions écologiques propres aux différents Ciliés parasites du tube digestif d'*Allolobophora Savignyi* G. et H. (Oligochète). *Bull. Biol. France et Belgique*, 90, pp. 122-141.

Reynoldson, T. B., 1955. — Observations on the earthworms of North Wales. *North West. Naturalist*, 26, pp. 291-304.

Ribaucourt, E. de, 1896. — Etude sur la faune Lombricide de la Suisse. *Rev. Suisse Zool.*, 4, pp. 1-110.

Ribaucourt, E. de, 1901. — Etude sur l'Anatomie Comparée des Lombricides. *Bull. Sci. France et Belgique*, 35, pp. 211-311.

Roots, B. I., 1956. - The water relations of earthworms II. Resistance to desiccation and immersion, and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment. *J. exp. Biol.*, 33, pp. 29-44.

Rosa, D., 1886. — Note sui Lombrici del Veneto. *Atti Ist. Veneto Sci.*, 4, pp. 673-687.

Rosa, D., 1893. — Revisione dei Lumbricidi. *Mem. R. Ac. Sci. Torino*, 43, p. 399-476.

Roubaud, E., 1922. — Etudes sur le sommeil d'hiver pré-imaginal des Muscides. *Bull. Biol. France et Belgique*, 56, pp. 455-544.

Salisbury, E. J., 1923. — The influence of earthworms on soil reaction and the stratification of undisturbed soils. *J. Linn. Soc. London, (Bot.)*, 46, pp. 415-425.

Satchell, J. E., 1955. — Some aspects of earthworm ecology, in Soil Zoology. Butterworths Scientific Publications, London, pp. 180-201.

Saussey, M., 1955. — Observations sur la répartition du Lumbricidé *Allolobophora icterica* (Sav.) forme *typica* dans le département de la Manche. *Arch. Zool. exp. gén.*, 92, Notes et Revue, pp. 88-91.

Saussey, M., 1956. — Observations sur les relations entre la composition physico-chimique du sol et son peuplement en Lumbricidés. *Arch. Zool. exp. gén.*, 93, Notes et Revue, pp. 123-134.

Saussey, M., 1957. — Répartition du Lombricien *Allolobophora icterica* (Sav.) forme *typica* dans le Cotentin, en relation avec la structure physique des sols. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 245, pp. 231-234.

Saussey, M., 1959. — Variabilité anatomique et position systématique d'*Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 248, pp. 2897-2899.

Saussey, M., 1960, *a*. — Comportement estival de *Lumbricus festivus* (Savigny) et de *Lumbricus rubellus* Hoffmeister dans le département de la Manche. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 250, pp. 395-397.

Saussey, M., 1960, *b*. — Contribution à l'étude de la diapause d'*Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 251, pp. 2411-2413.

Saussey, M., 1961. - Possibilité de régénération caudale chez *Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète, *Lumbricidae*) en dehors des périodes de diapause. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 252, pp. 3119-3121.

Saussey, M., 1962. — Influence de l'ablation des centres nerveux antérieurs sur la régénération postérieure d'*Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 255, pp. 1363-1364.

Saussey, M., 1963, *a*. — Neurosécrétion et régénération caudale chez *Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 256, pp. 4078-4080.

Saussey, M., 1963, *b*. — Effets de la décérébration et de l'amputation caudale sur la spermatogenèse d'*Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **257**, pp. 511-513.

Saussey, M., 1963, *c*. — Précisions sur le déterminisme de la diapause d'*Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **257**, pp. 2527-2529.

Saussey, M., 1964, *a*. — Importance du niveau d'amputation dans le déterminisme de la diapause et de la régénération caudale chez *Allolobophora icterica* (Savigny) (Oligochète, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **258**, pp. 4345-4347.

Saussey, M., 1964, *b*. — Nouvelles données sur la diapause et la régénération caudale d'*Allolobophora icterica* (Sav.) (Oligochète, *Lumbricidae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **259**, pp. 2525-2527.

Schaefer, K., 1939. — Lage und Sekretion der Drüsenzellen von *Nereis diversicolor* Müll. *Zool. Anz.*, **125**, pp. 195-202.

Scharrer, B., 1936. — Ueber Drüsennervenzellen im Gehirn von *Nereis virens* Sars. *Zool. Anz.*, **113**, pp. 299-302.

Scharrer, B., 1937. — Ueber sekretorisch tätige Nervenzellen bei wirbellosen Tieren. *Naturwiss.*, **25**, pp. 131-138.

Scharrer, E. et Scharrer, B., 1937. — Über Drüsennervenzellen und neurosekretorische Organe bei Wirbellosen und Wirbeltieren. *Biol. Rev.*, **12**, pp. 185-216.

Scharrer, E. et Brown, S., 1962. — Electron-microscopic studies of neurosecretory cells in *Lumbricus terrestris*. in Neurosecretion. *Mem. Soc. Endocrinology*, London, N° **12**, pp. 103-108.

Schmid, L. A., 1947. — Induced neurosecretion in *Lumbricus terrestris*. *J. exp. Zool.*, **104**, pp. 365-377.

Schmidt, P. et Stchepkina, F. V., 1917. — Sur l'anabiose des vers de terre. *C. R. Soc. Biol.*, **80**, pp. 366-368.

Schmidt, P., 1918. — Anabiosis of the earthworm. *J. exp. Zool.*, **27**, pp. 57-72.

Semal-van Gansen, P., 1956. — Les cellules chloragogènes des Lombriciens. *Bull. Biol. France et Belgique*, **90**, pp. 335-356.

Southern, R., 1909. — Contribution towards a monograph of the British and Irish Oligochaeta. *Proc. R. Irish Acad.*, **27**, pp. 119-182.

Stephenson, J., 1922. — On some Scottish Oligochaeta, with a note on encystment in a common freshwater Oligochaete, *Lumbriculus variegatus* (Müll.). *Trans. R. Soc. Edinb.*, **53**, pp. 277-295.

Svetlov, P., 1926. — Zur kenntnis der Oligochätenfauna des Gouvernements Samara. *Bull. Inst. Recher. Biol. Perm*, **4**, pp. 249-256.

Tandan, B. K., 1951. — Axial gradient in the water content of the body-wall of earthworms. *Curr. Sci.*, **20**, pp. 214-215.

Tandan, B. K., 1952. — Regional water content of the intestinal wall of earthworms and its significance. *Curr. Sci.*, **21**, pp. 51-52.

Tétry, A., 1938, *a*. — Révision des Lombriciens de la collection de Savigny (2e note). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, **10**, pp. 72-81.

Tétry, A., 1938, *b*. — *Contribution à l'étude de la faune de l'Est de la France* (*Lorraine*). Thèse de Doctorat. Nancy, 453 p.

Vaillant, L., 1889. — Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. **3**, 3e partie, Paris, 768 p.

Vaillaud, M., 1963. — *Ecologie des Lombrics de la savane de Singrobo* (*Côte-d'Ivoire*). Diplôme d'Etudes Supérieures, Paris, 47 p.

Vejdovsky, F., 1890. — Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. II. Die Entwickelungsgeschichte von *Rhynchelmis* und der Lumbriciden. Prague, pp. 167-298.

Vejdovsky, F., 1892. — Ueber die Encystierung von *Aeolosoma* und der Regenwürmer. *Zool. Anz.*, **15**, pp. 171-175.

Vernet-Cornubert, G., 1962. — Etude comparée des effets provoqués par la régénération intensive et l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue et la croissance de *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **255**, pp. 2015-2017.

Wherry, E. T., 1924. — Soil acidity preferences of earthworms. *Ecology*, 5, p. 309.

Zicsi, A., 1958. — Einflub der trockenheit und der Bodenbearbeitung auf das leben der Regenwürmer in ackerböden. *Acta Agronomica Acad. Sci. Hung.*, 8, pp. 67-75.

DEUXIÈME THÈSE.

Propositions données par la Faculté :

Déterminisme des caractères sexuels chez les Insectes

Vu :
Le Président de la Thèse,
P. LUBET.

Vu :
Le Doyen,
N. LOZAC'H.

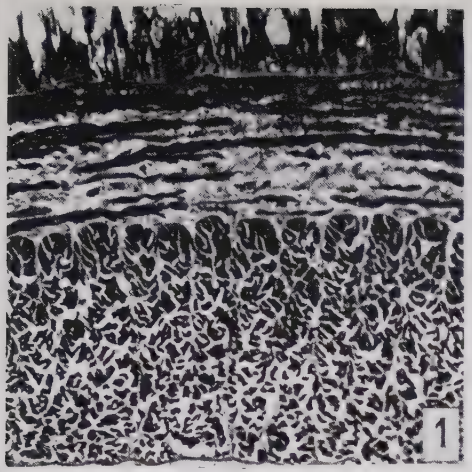
Vu et permis d'imprimer :
Caen, le 23 Avril 1965.

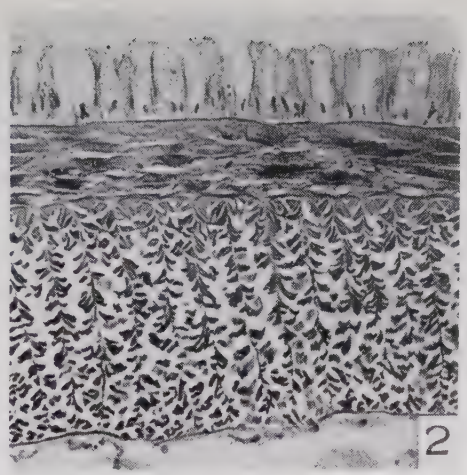
Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université,
Y. MARTIN.

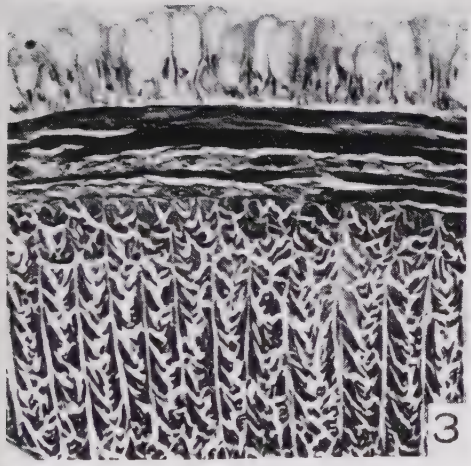
Achevé d'imprimer le 15 mars 1966.

Printed in France.

M. Declume, Imprimeur, Lons-le-Saunier — 967-66-610
Mars 1966 « Dépôt légal 1er trimestre 1966 — N° 5727 ».







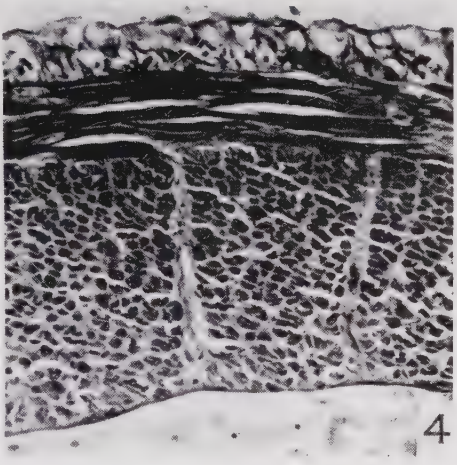


PLANCHE I.

Aspects de la musculature longitudinale (vue en coupe transversale). × 180.

Les vues 1 à 4 se rapportent à *A. icterica*, la vue 5 à *A. chlorotica*.

1. — Au niveau des premiers segments.
2. — En avant du clitellum.
3. — En arrière du clitellum.
4. — Au niveau des derniers segments.
5. — En arrière du clitellum.

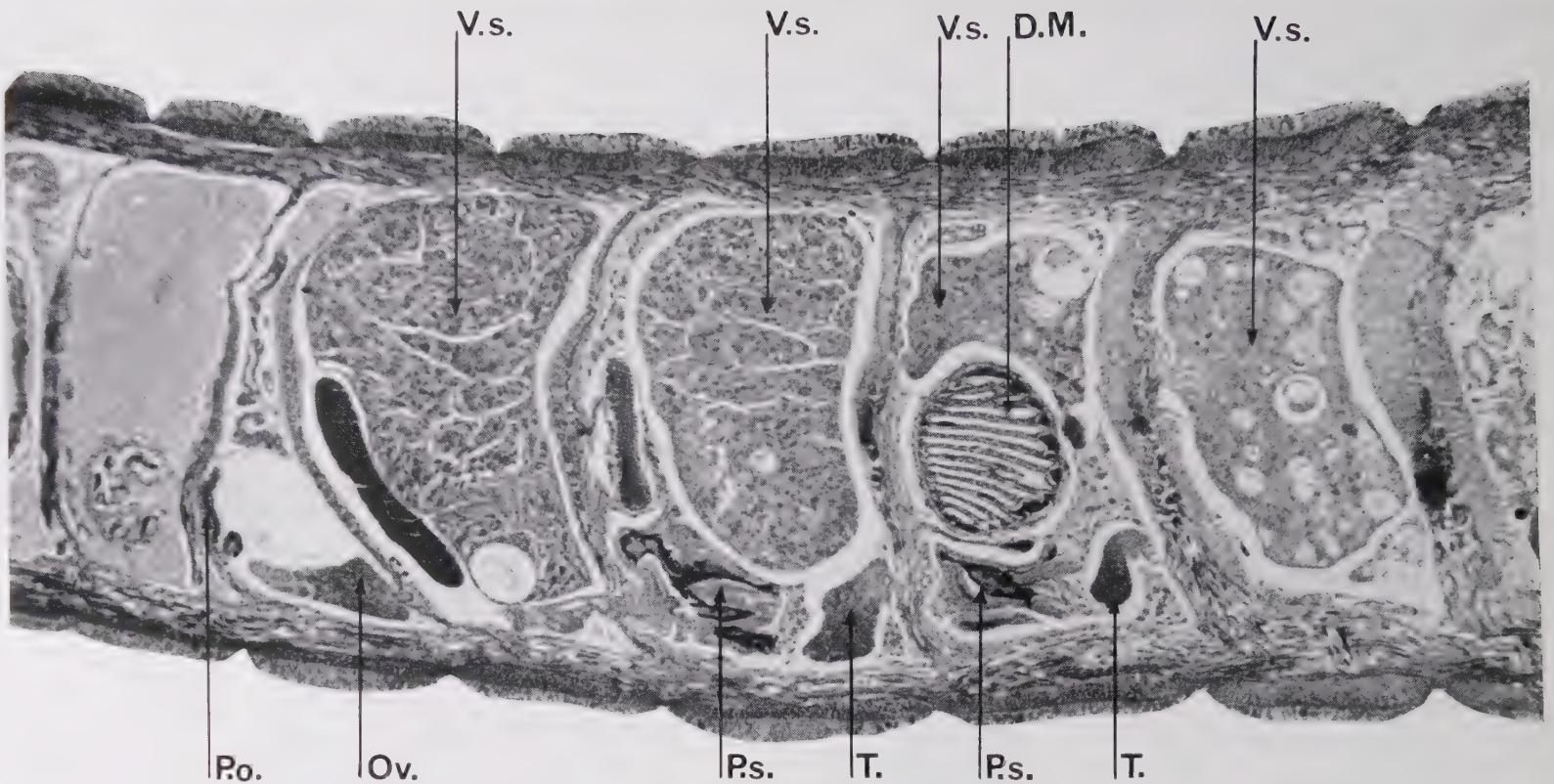


PLANCHE II.

Allolobophora icterica : coupe sagittale de la région génitale.

D. M., diverticule de la glande de Morren ; *Ov.*, ovaire ; *P.o.*, pavillon de l'oviducte ; *P. s.*, pavillon du spermiducte ; *T.*, testicule ; *V.s.*, vésicule séminale. × 35.

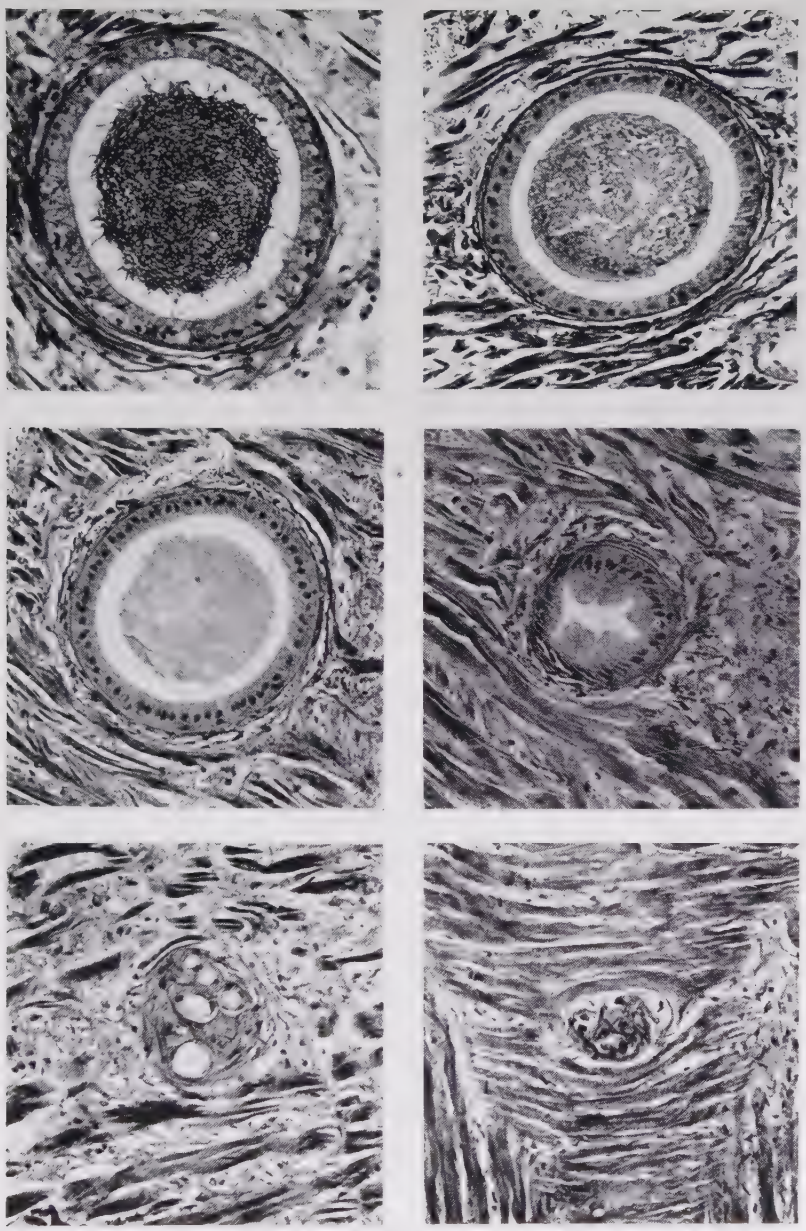


PLANCHE III.

Différents aspects des spermathèques de la première paire, depuis l'ampoule pleine de spermatozoïdes (en haut, à gauche) jusqu'au minuscule amas cellulaire dépourvu de cavité centrale (en bas, à droite). × 180.

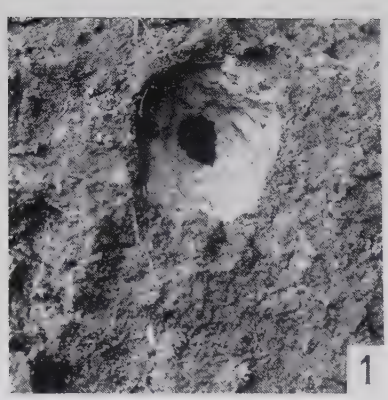


PLANCHE IV.

Modalités de la para-diapause chez *A. icterica*.

1. — Cavité et galerie d'accès.
2. — « Cocon » de radicelles formé au contact du Ver.
3 et 4. — Individus enroulés.
5. — Terre amassée dans la cavité au moment de la rupture de la para-diapause.

LEGENDE DE LA PLANCHE V.

Réserves de Lombriciens constituées par les taupes.

En haut : Monticule de terre où la taupe fait un nid et une réserve de Lombriciens. La marque blanche représente 20 cm.

En bas : *A. terrestris* f. *typica* (région antérieure) trouvé en pseudo-diapause dans le monticule de terre. On notera la mutilation des trois premiers segments. *Clit.*, clitellum ; *Se. 4*, segment 4 ; *Se. 15*, segment 15 portant le pore mâle.

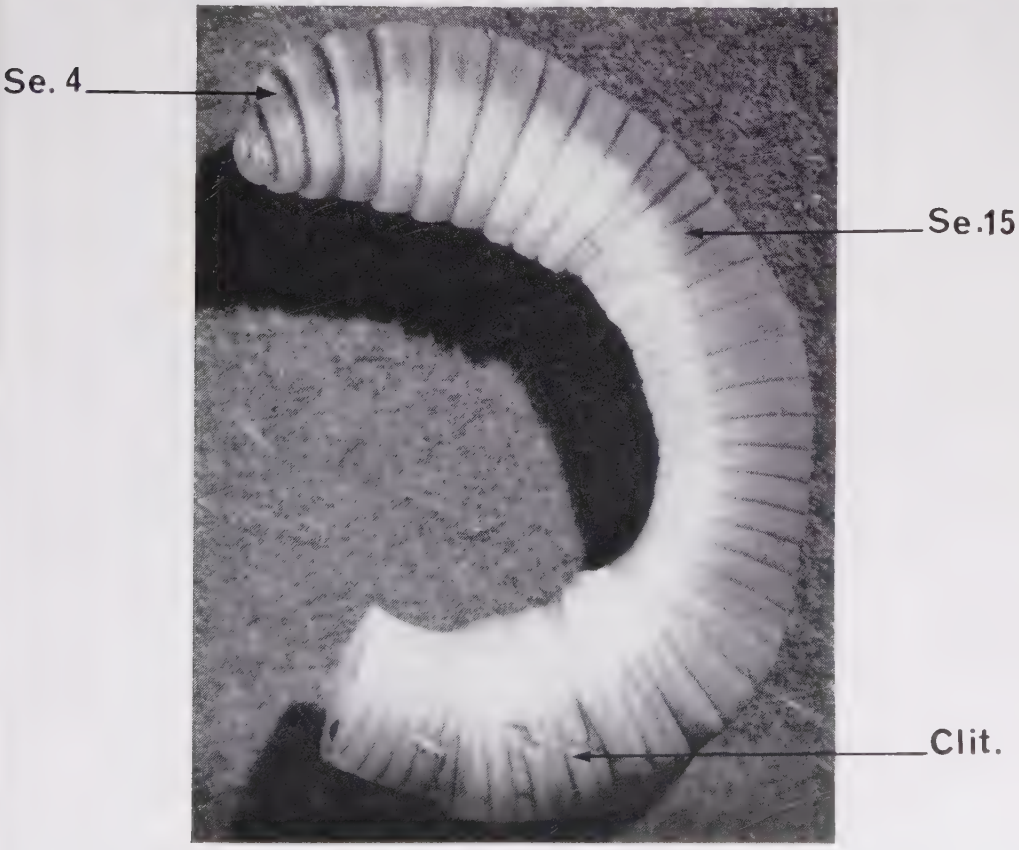
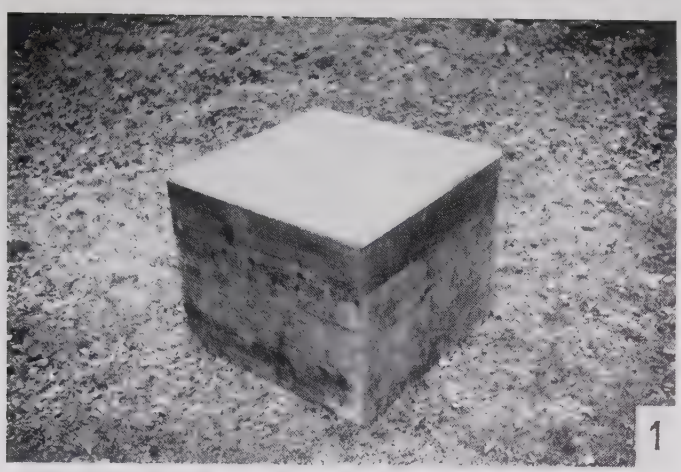


PLANCHE V.



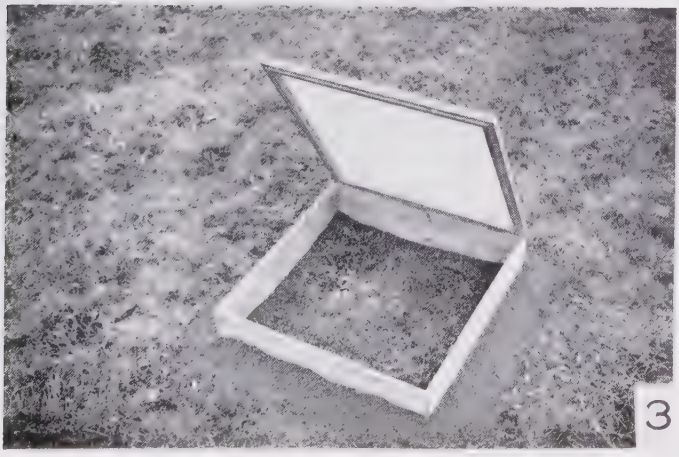
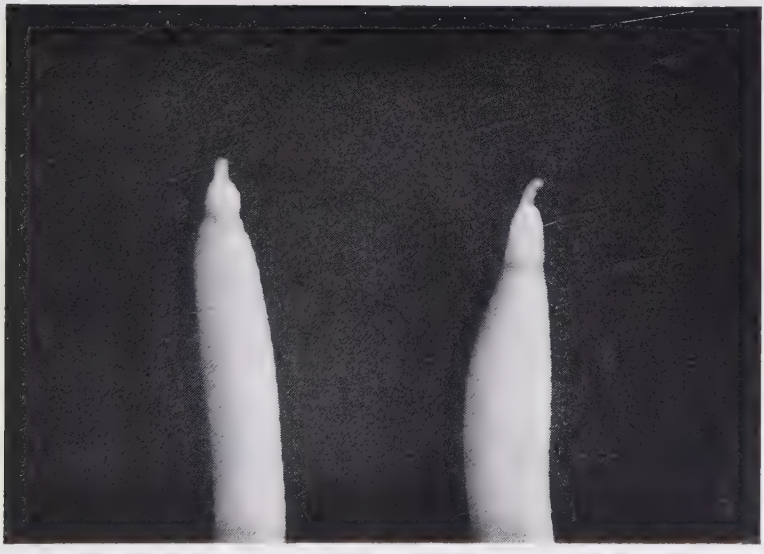


PLANCHE VI.

Cadre utilisé pour l'étude des Lombriciens dans des conditions naturelles contrôlées.

1. — Avant la mise en place.
2 et 3. — En place.

1



2

PLANCHE VII.

Régénération caudale par étapes successives.

1. — Coupe sagittale montrant deux formations d'âge différent : à l'extrémité du premier tronçon reconstitué, un nouveau régénérat amorce son développement. On remarquera la position dorsale de l'anus.
2. — Extrémité postérieure de deux *A. icterica* reconstituant, par étapes, la région amputée.

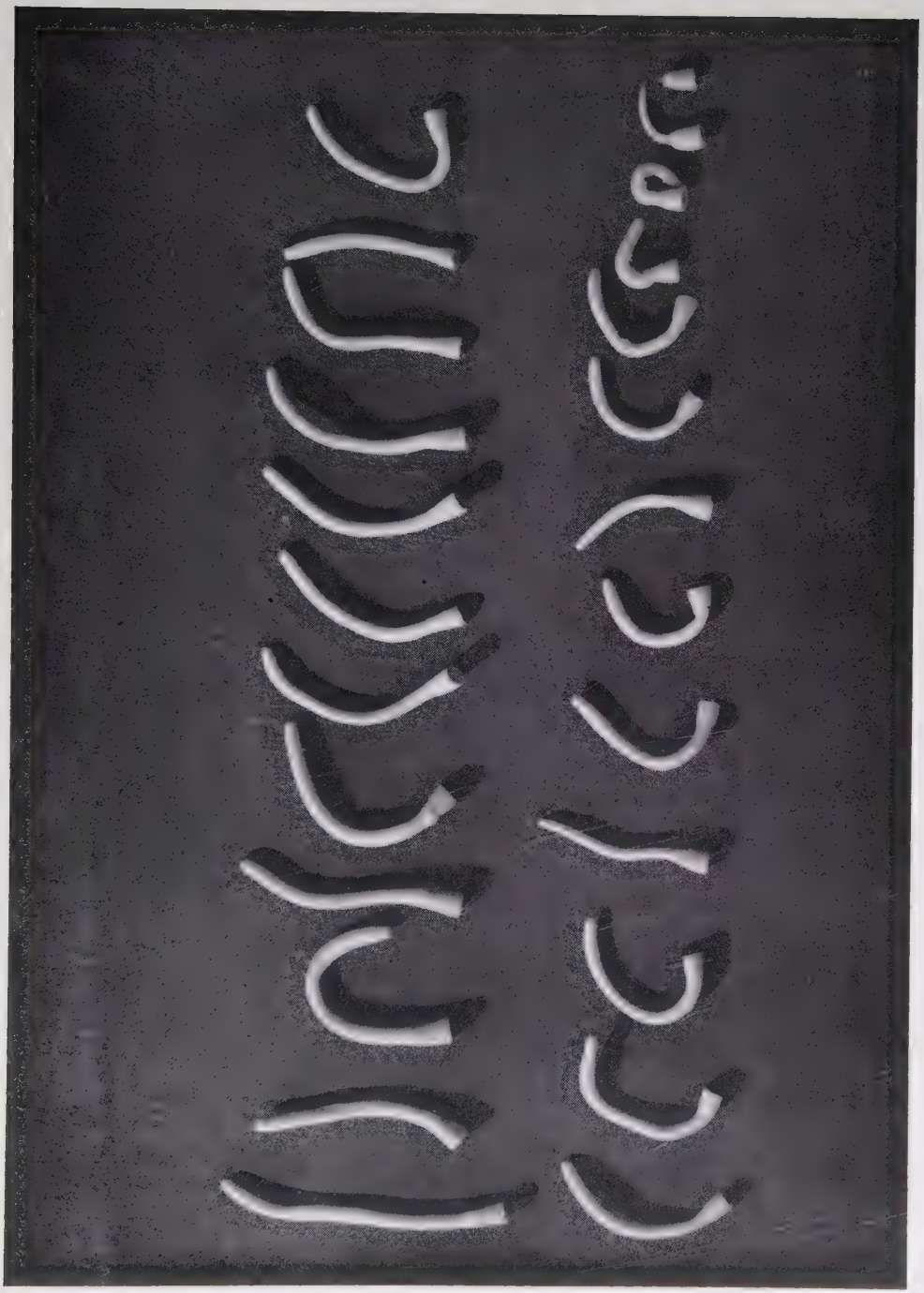
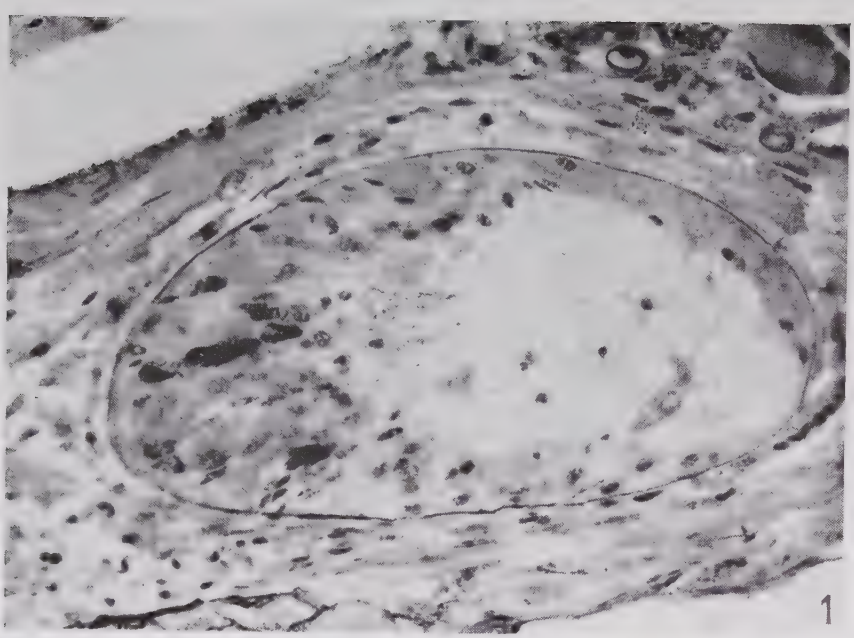


PLANCHE VIII.

Effets de la décérébration sur la régénération caudale.
Régénérats postérieurs portés par 25 *A. icterica* simultanément décérébrés et amputés (intersegment 80/81) et fixés au bout de six semaines.



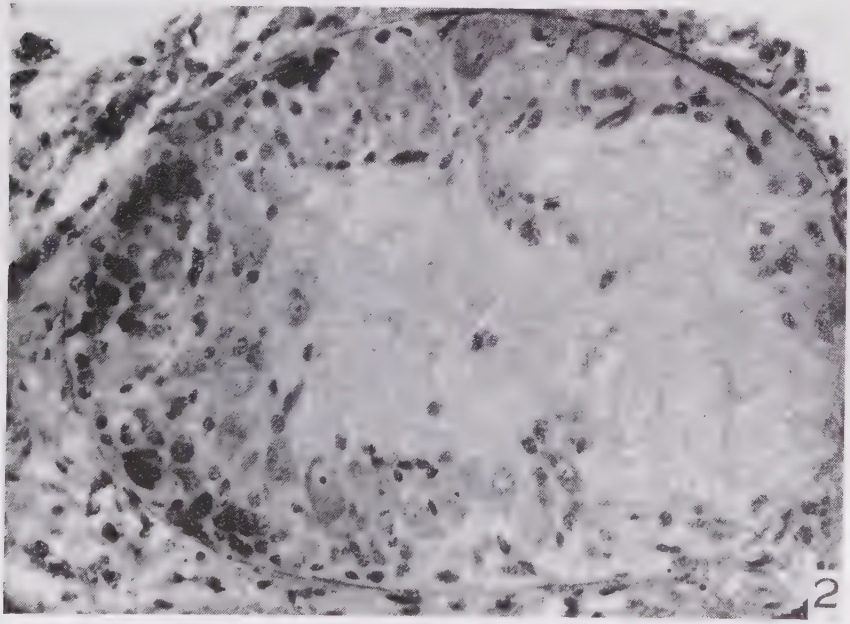
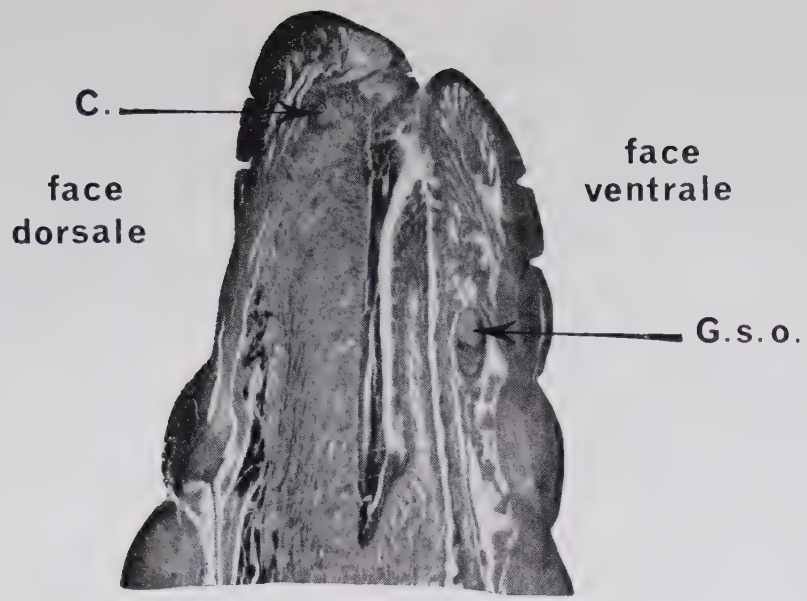


PLANCHE IX.

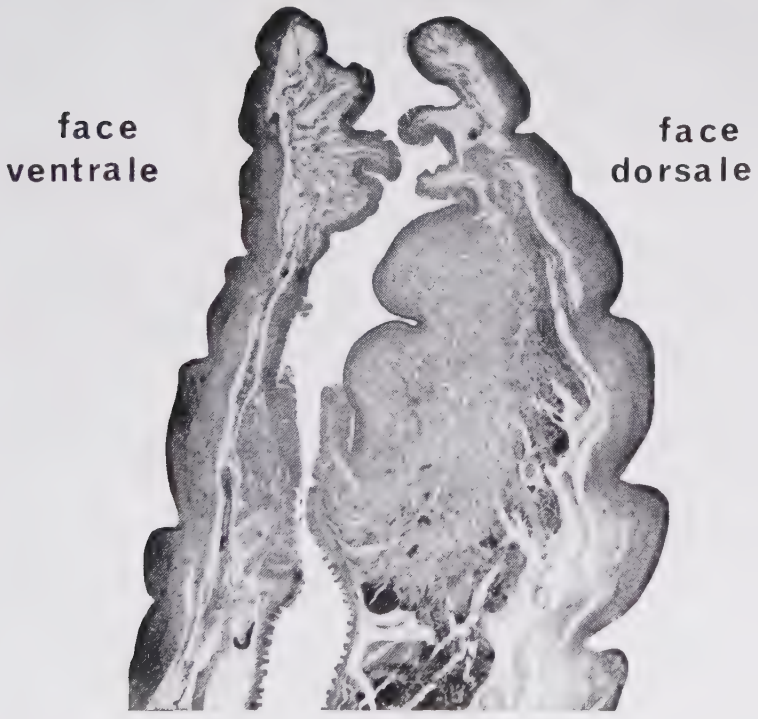
Décérébration et amputation postérieure simultanées.

1. — Au bout de six semaines, le cerveau (coupe sagittale) et la région caudale sont reconstitués. Le Ver reprend son activité. × 500.

2. — Au bout de six semaines, en dépit de la régénération complète du cerveau (coupe sagittale), le Ver n'a pas repris son activité, le régénérat caudal étant encore en cours d'édification. × 500.



1



2

PLANCHE X.

Régénération des centres nerveux (vus en coupe sagittale).

1. — *A. icterica* simultanément décérébré et amputé dans la région caudale. Au bout de six semaines, le cerveau est reconstitué ; le Ver a repris son activité. *C.*, cerveau ; *G. s. o.*, ganglion sous-œsophagien.
2. — *A. icterica* ayant subi l'ablation des centres nerveux et une amputation caudale simultanée. Au bout de six semaines, les centres nerveux ne sont pas remplacés ; le Ver est toujours en pseudo-diapause.

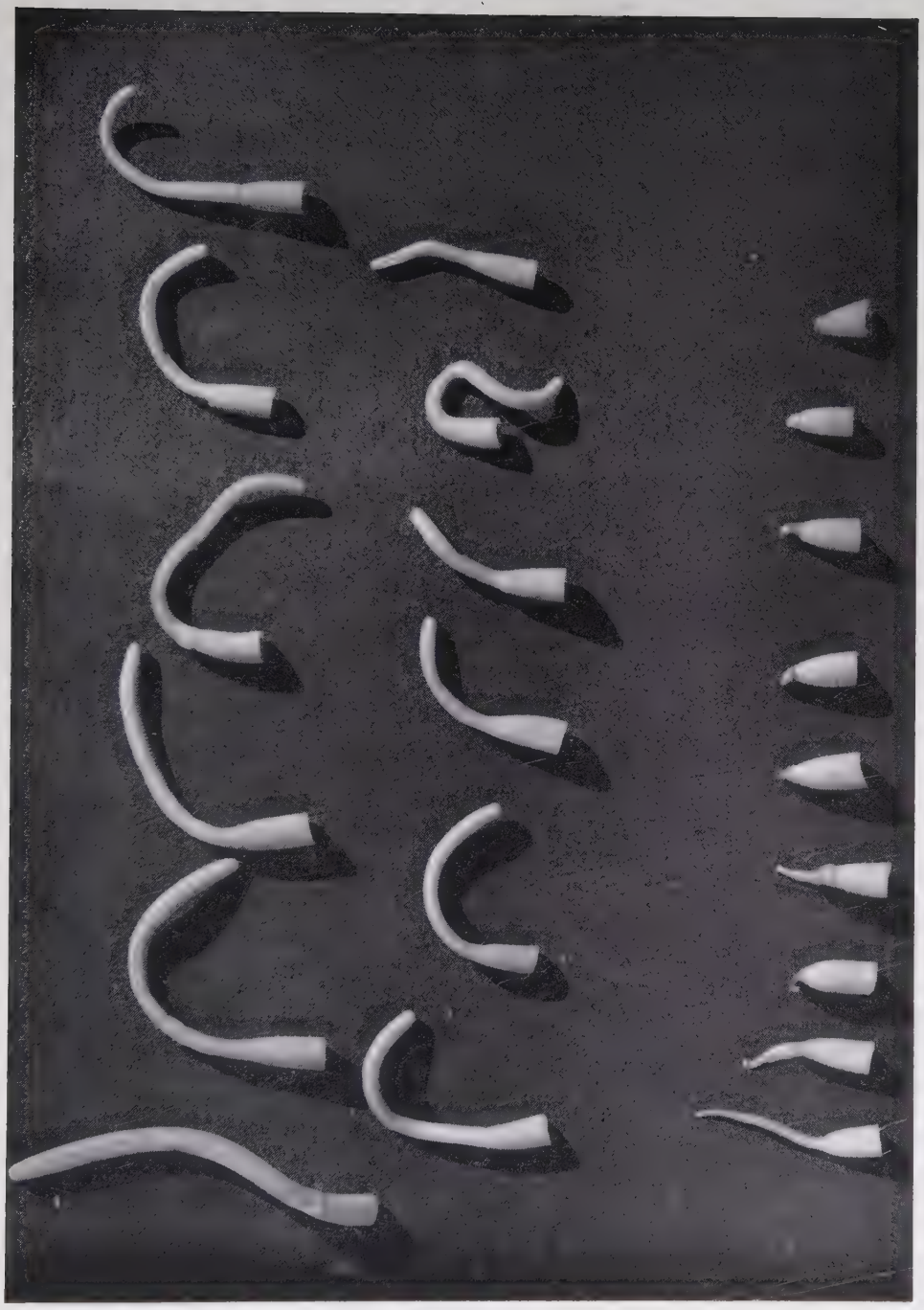


PLANCHE XI.

Effets de l'ablation des centres nerveux sur la régénération caudale.
A gauche : Segments postérieurs régénérés en six semaines par 12 *A. ictérica* ayant subi simultanément l'excision des centres nerveux et une amputation caudale (intersegment 80/81).
A droite : Régénérats développés, dans les mêmes temps, par les témoins amputés.

LEGENDE DE LA PLANCHE XII.

A. icterica ayant subi simultanément l'excision des centres nerveux et une amputation caudale (intersegment 80/81). Six semaines après l'opération, le régénérat caudal comporte 70 segments. Une coupe sagittale pratiquée sur un Ver du même lot, ayant également régénéré, montre que les centres nerveux réséqués ne sont pas reconstitués.

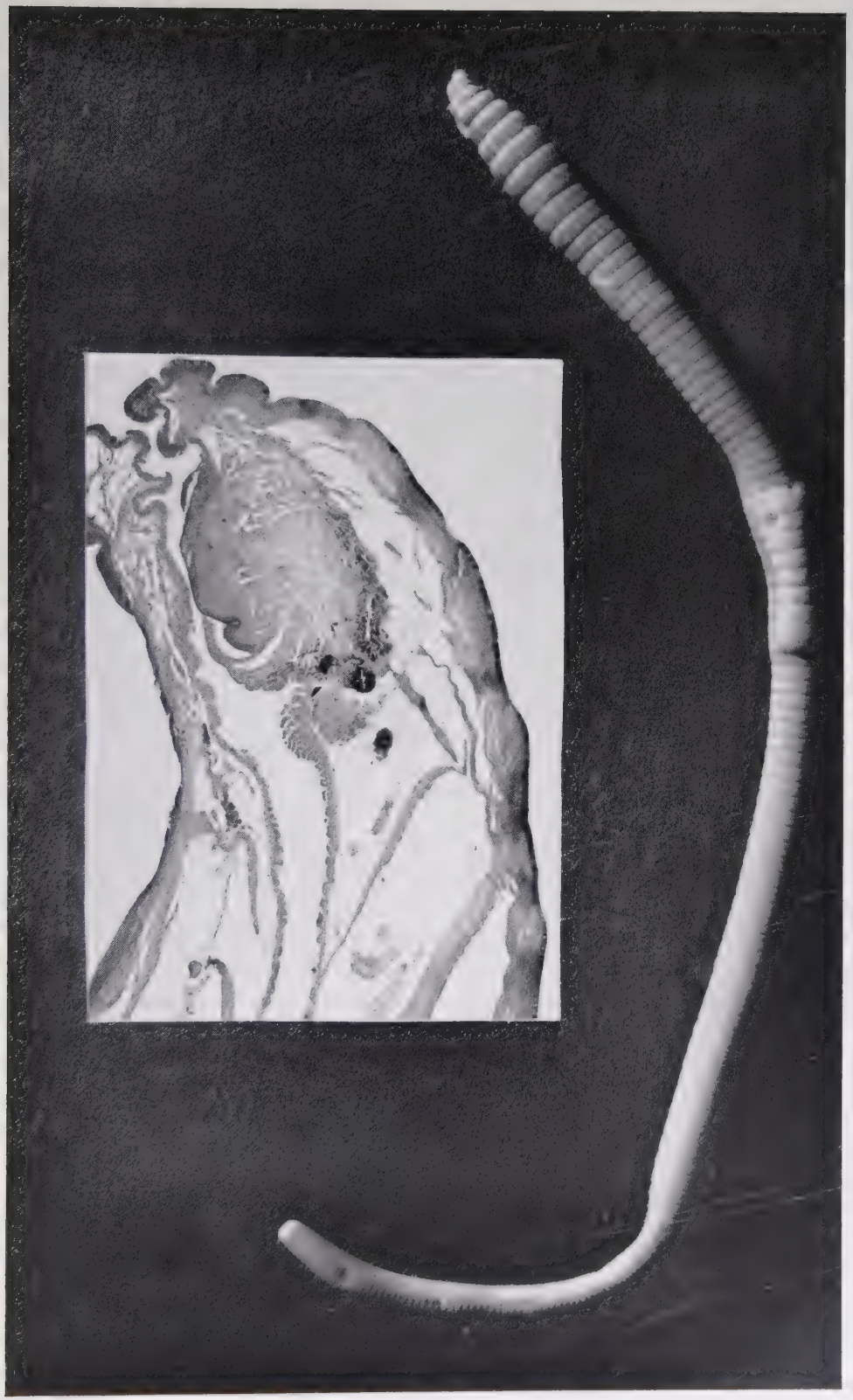


PLANCHE XII.

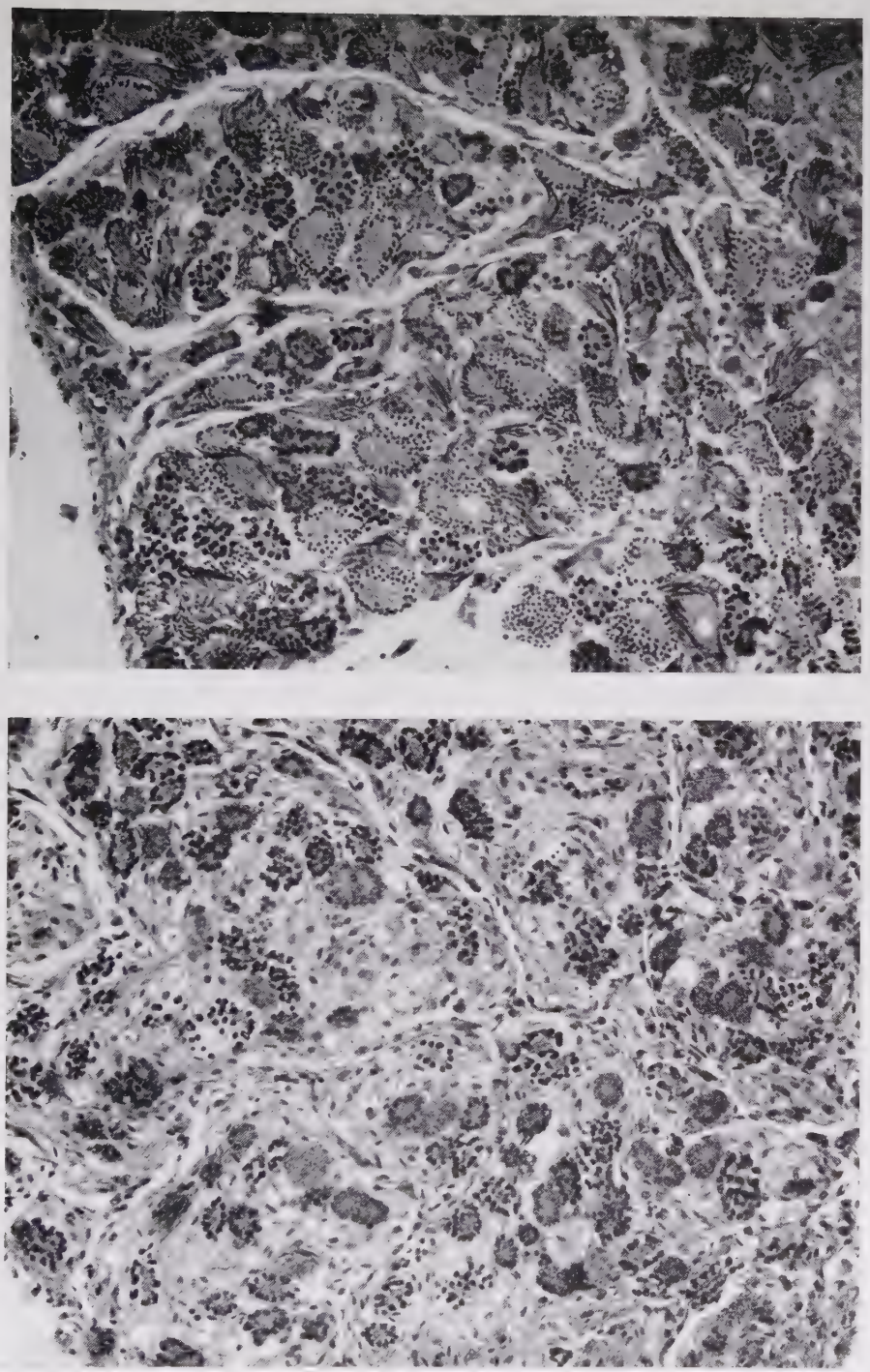


PLANCHE XIII.

Effets de l'ablation des centres nerveux sur la spermatogenèse.
En haut : Spermatogenèse normale chez un individu en activité. × 180.
En bas : Spermatogenèse bloquée chez un individu en pseudo-diapause. × 180.

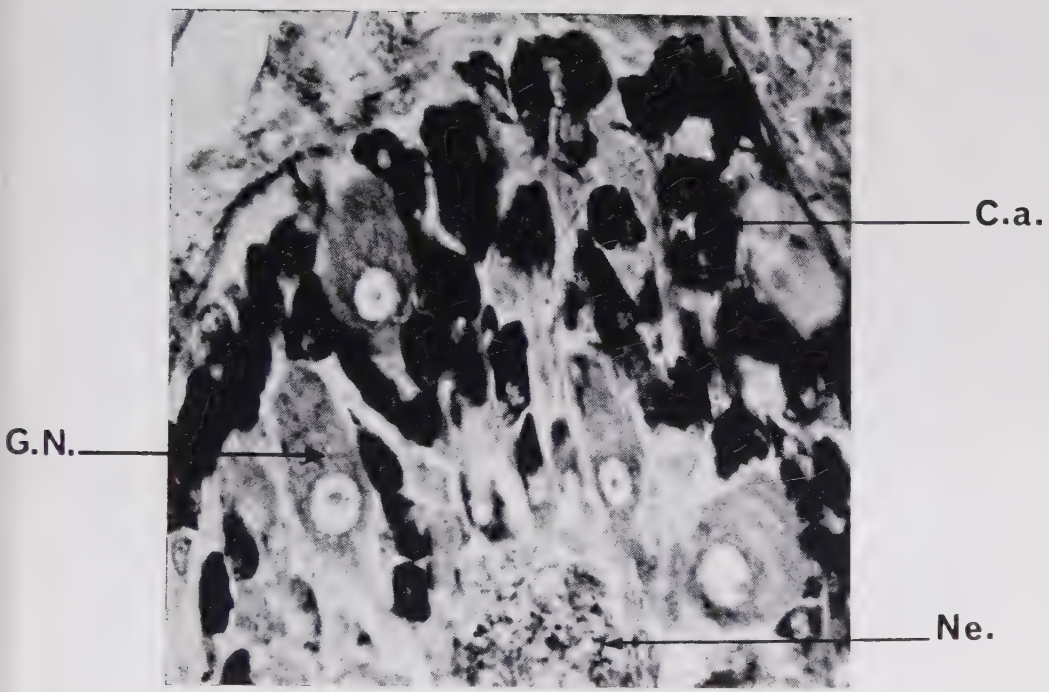


PLANCHE XIV.

Coupe sagittale d'un « cerveau d'hiver ».

Les cellules *a* sont nombreuses et très chargées en neurosécrétat intensément coloré par la fuchsine. × 700. *C. a.*, cellule *a* ; *G. N.*, gros neurone ; *Ne.*, neurosécrétion.

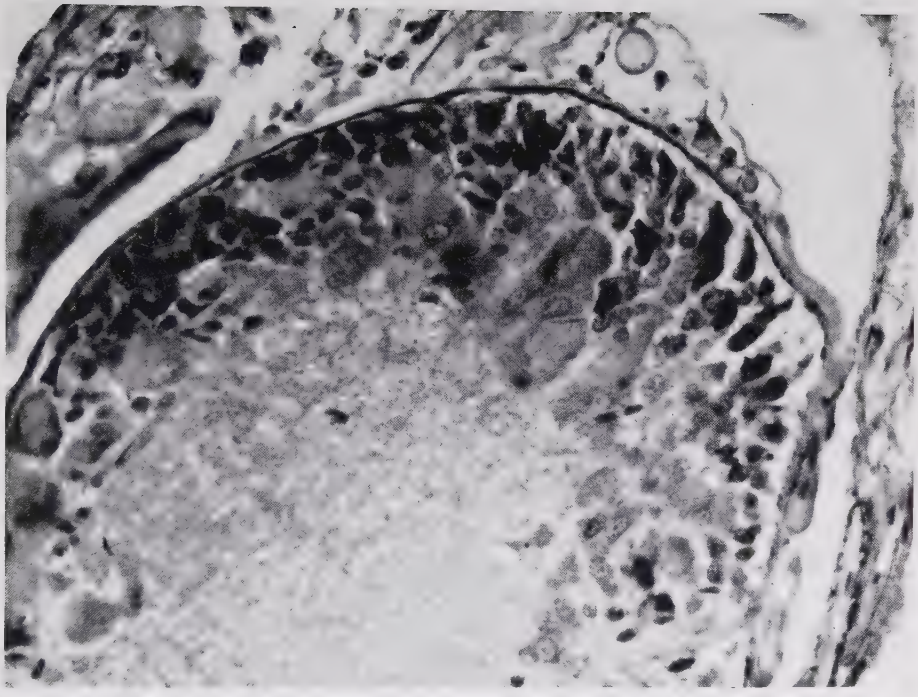
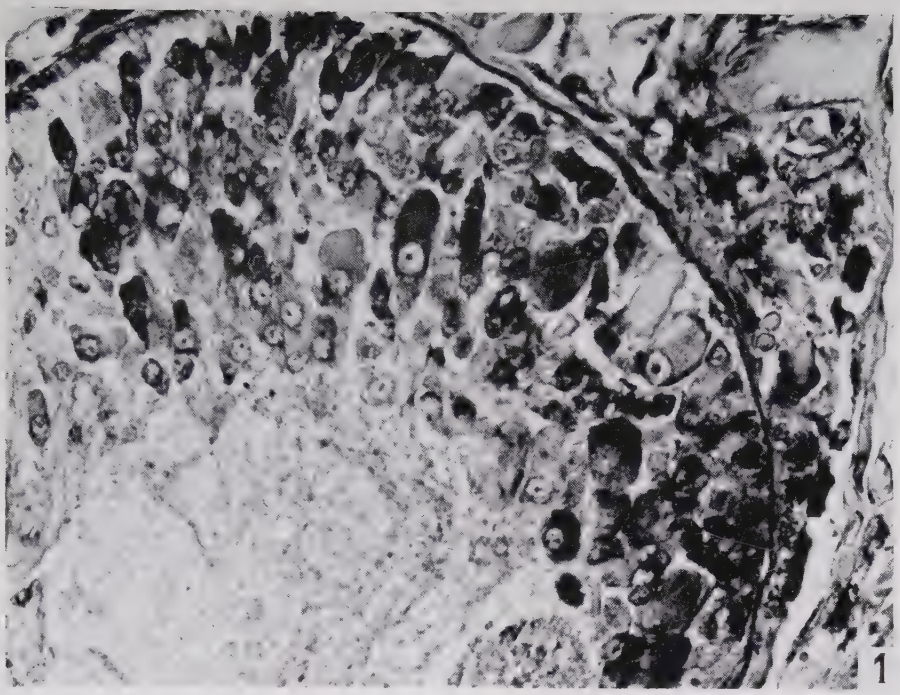


PLANCHE XV.

A. icterica en para-diapause.

Coupe sagittale du cerveau.

Parmi les cellules *a*, certaines sont vides, les autres renfermant une plage de sécrétion très réduite. Noter la disparition presque totale de la neurosécrétion dans le neuropilème. × 500.



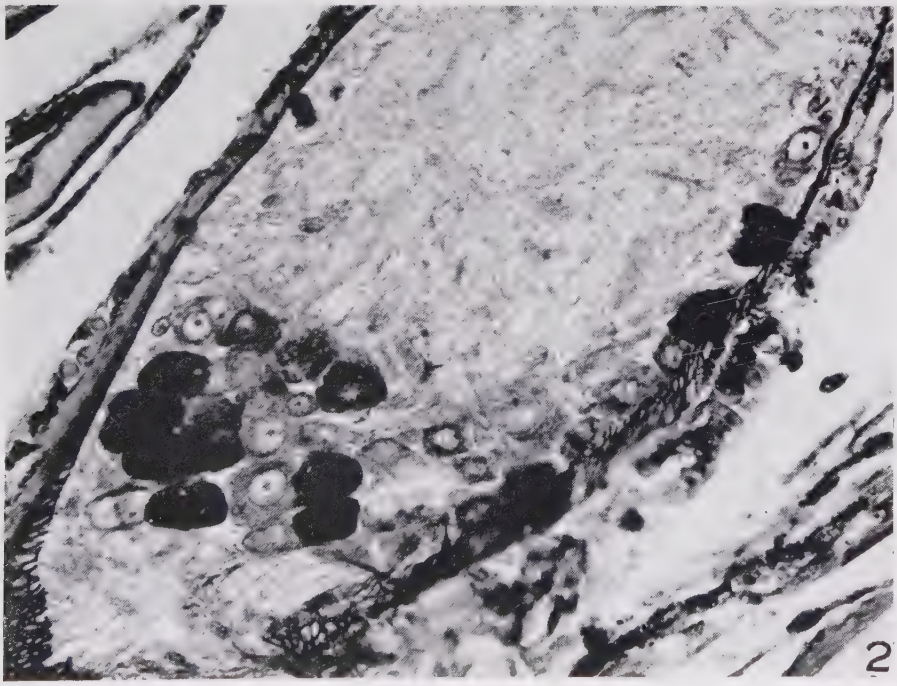


PLANCHE XVI.

Effets d'une période de jeûne sur la neurosécrétion.

1. — Coupe sagittale du cerveau : les cellules *a*, de taille réduite, sont intensément vacuolisées ; la neurosécrétion est rare dans le neuropilème. × 500.
2. — Coupe sagittale du ganglion sous-œsophagien : la vacuolisation est moins poussée que dans les cellules du cerveau ; le neurosécrétat reste dense. × 500.

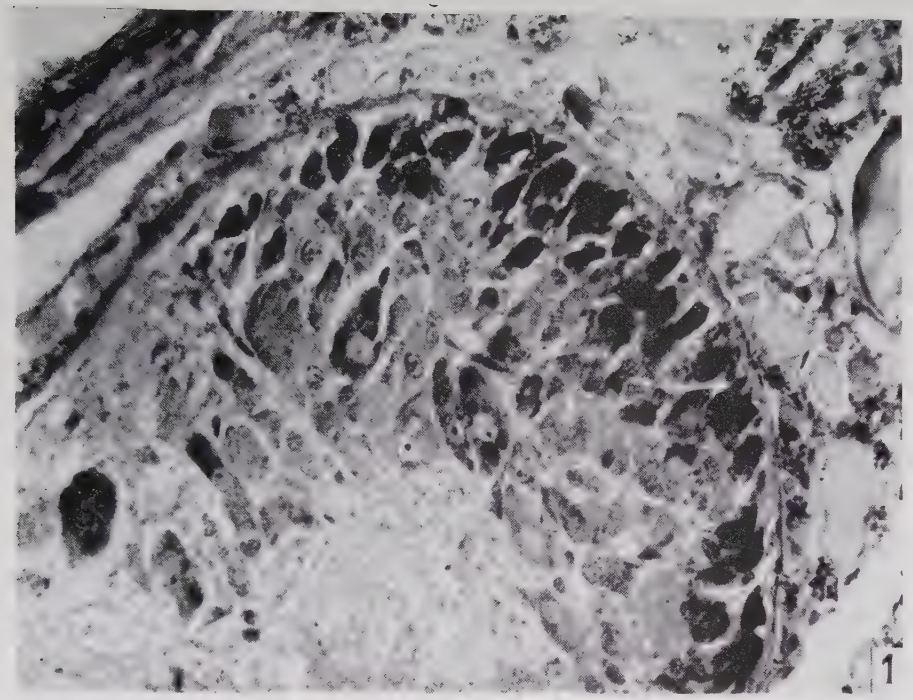
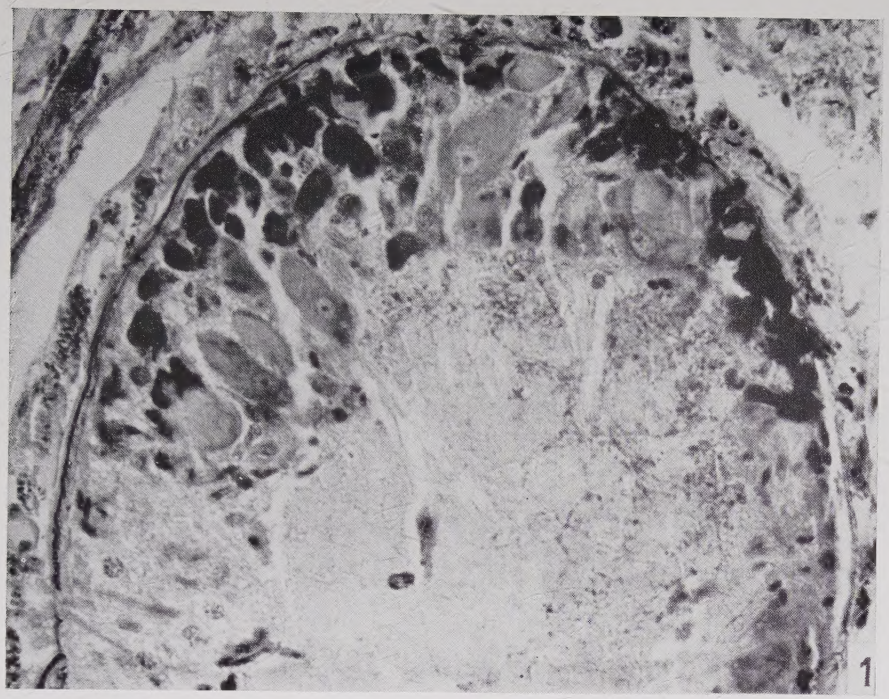


PLANCHE XVII.

Neurosécrétion et amputation caudale.

1. — Coupe sagittale du cerveau trois semaines après l'amputation : cellules *a* pauvres en sécrétat ; neurosécrétion très rare dans le neuropilème. × 500.
2. — Coupe sagittale du cerveau chez un individu entier, placé dans les mêmes conditions. Vue typique du « cerveau d'été » avec cellules *a* légèrement vacuolisées. × 500.



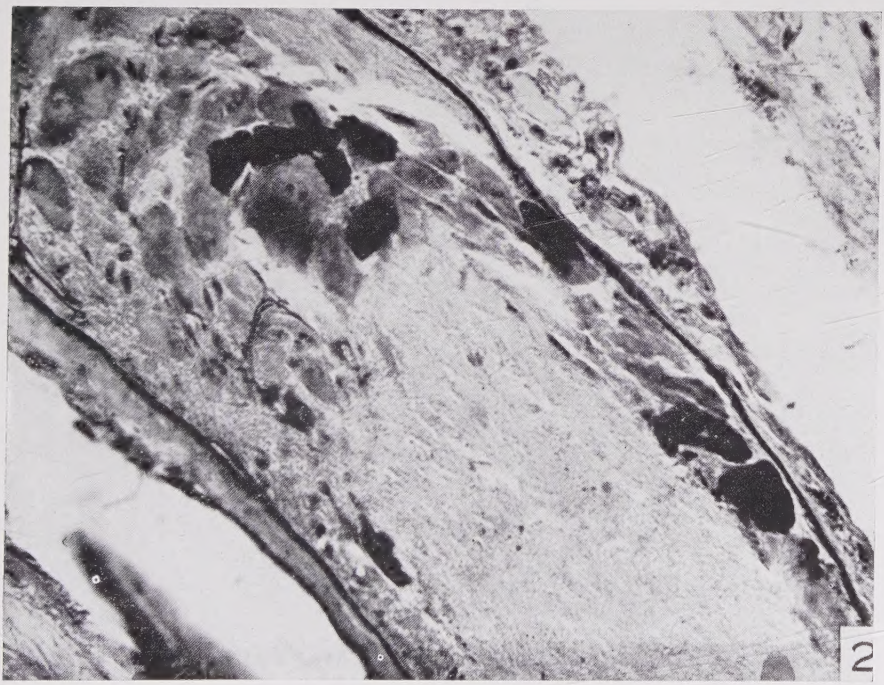


PLANCHE XVIII.

A. icterica fixé au début de la diapause spontanée succédant à une amputation caudale.

1. — Coupe sagittale du cerveau : les cellules *a* sont peu chargées en sécrétat. Les gros neurones sont vides. Remarquer la rareté de la neurosécrétion dans le neuropilème. × 500.
2. — Coupe sagittale du ganglion sous-œsophagien : persistance de la sécrétion dans les neurones. × 500.

Printed in France.